

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
PROFESSEUR A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
DOCTEUR ÈS SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

TOME 51

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

1912-1913

TABLE DES MATIÈRES

du tome cinquante et unième

(653 pages, IX planches, 214 figures)

Notes et Revue

(3 numéros, 84 pages, 80 figures)

Numéro 1

(Paru le 26 Janvier 1913. — Prix 2 fr. 50.)

Numéro 2

(Paru le 25 Mars 1913. — Prix : 5 fr. 50.)

Numéro 3

(Paru le 25 Avril 1913. — Prix : 2 fr. 50.)

Fascicule 1

(Paru le 25 Novembre 1912. — Prix : 40 fr.)

Fontenay-aux-Roses. — Imp. L. Bellenand. — 22.531

ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
FONDÉES PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE
G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago
ET
E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

Tome 51. NOTES ET REVUE Numéro 1.

I

UEBER EINE NEUE SUBTERRANE COLLEMBOLE (INSECTA APTERYGOTA)

ACHERONTIELLA ONYCHIURIFORMIS N. G. N. SP. AUS DEN HÖHLEN ALGIERS

VON

Dr K. ABSOLON,
Kustos der zoologischen Abteilung am Landes museum in Brünn (Moravia).
(Aus der zoologischen Abteilung am Landes museum in Brünn).

Reçu le 14 Octobre 1912.

Auch unter den Kollembolen ist es den verdienstvollen Erforschern der Höhlenfauna, Herren Dr. Em. G. Racovitza und Dr. R. Jeannel geglückt eine ganze Reihe von bemerkenswerten Formen zu entdecken, welche demnächst in der Serie « Biospeologica » beschrieben und abgebildet werden. Eine derselben, vollkommen auf subterranes Leben angepasste, phylogenetisch interessante, blinde, depigmentierte neue Gattung, zu den Poduriden gehörige *Acherontiella* n. g. verdient schon früher den Fachgenossen bekannt gemacht zu werden.

Beschreibungd der Art Acherontiella onychiuriformis

Kleine, *schneeweisse*, auf den ersten Blick *Onychiurusartige*, also mehr plumpe als schlanke *Form. Pronotum* von oben sehr gut sichtbar; alle abdominale Körperabschnitte, also auch *Abd. VI gut entwickelt.* Es verhält sich Th. I : II : III : Abd. I : II : III : IV : V : VI : 4 : 5 : 6 : 3 : 12 : 9 : 10 : 10 : 8 : 7 : 6 : 5. Kopf gross, fast dreieckig, so lang, wie alle drei thoracale Glieder zusammen. Die *Haut fein gekörnelt*, spärlich behaart, die Härchen stehen namentlich auf Th. II, Abd. I-V in mehr oder weniger je zwei Reihen. Auf den Abdominalsegmenten

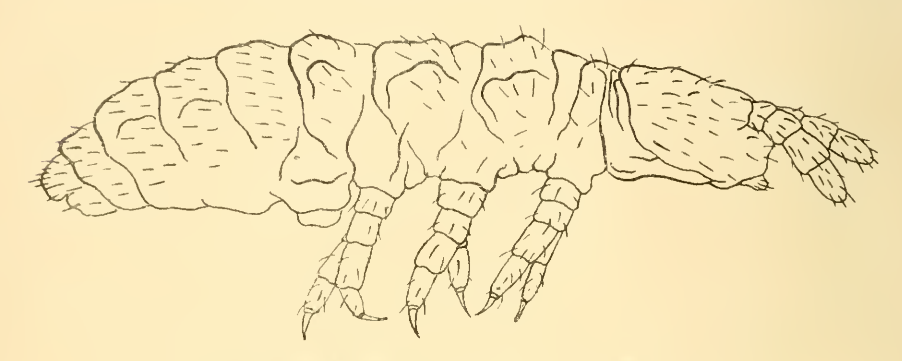


Fig. 1. — *Acherontiella onychiuriformis* (das ganze Tier von der Seite gesehen). × 100.

sind die Härchen sehr schwach, aber trotzdem deutlich serrat. Abd. VI. dichter behaart.

Sprunggabel fehlt vollkommen. Furca sowie Tenaculum sind gänzlich rückgebildet.

Ebenso *fehlen* vollkommen *Analpapillen* und *Analdorne.*

Tibien *ohne Keulenhaare* nur am distalen Ende ober der Klaue inseriert eine etwas verlängerte Sinnesborste.

Klaue gross, *ganz einfach*, auf allen Beinpaaren gleich gestaltet. Laterale Kanten *ohne Zähne*, ventrale Lamelle *ohne Zähne.*

Empodialanhang fehlt vollkommen.

Ausserliche *Sehorgane fehlen gänzlich.* Selbstverständlich fehlen auch Augenpigmente und selbst bei Behandlung mit K H O ist von äusserlichen Sehorganen keine Spur zu finden.

Ebensowenig konnte ich die Existenz der *Postantennalorgane* nachweisen.

Antennen im Ganzen cylindrisch, nur Ant. IV etwas konisch, etwa um 1/3 kürzer als die Kopfdiagonale. Ant. II nur wenig länger als Ant. I,

Ant. III = Ant. IV, Ant. III um 1/5 länger, als Ant. II mit einer Reihe spärlicher, einfacher Borsten, Ant. III und IV mit unregelmässig zerstreuten einfachen Borsten. *Antennalorgan III* in der bei Hypogastrurinen üblicher Form vorhanden : extern distal sitzen in einer Hautfalte sehr gut entwickelte Sinnesstäbchen, durch je 2 Steifborsten und Schützborsten geschützt. *Antennalorgan IV kompliciert und abweichend charakteristisch gebaut.* Die gewöhnlichen in verschiedener Zahl vorkommenden *Plumphaare fehlen gänzlich,* dafür sind ganz *andere* bisher unbekannte *Gebilde entwickelt.* Es sind 4 *Sinneskolben* von kugeliger Gestalt, die in



FIG. 2. — Antennen von *Acherontiella onychiuriformis.* Man sieht 3 Glieder der linken Antenne extern und einen Teil der rechten Antenne intern; 1, 2, 3 externe kugelige Sinneskolben, 4, interner kugeliger Sinneskegel von Antennenorgan IV ; *C. Sk.* cylindrischer, intern distal liegender Sinneskolben im Antennal-organ IV ; Sk. Sinneskegel (?) mit Borsten. × 500.

kleinen, rundlichen Vertiefungen sitzen und zwar drei extern, in dem letzten Drittel des Antennengliedes, eine intern aber knapp dorsal. Ein weiteres Gebilde sitzt intern, in der Mitte nächst dem Ende der Antenne, ein zwischen Hautfalten sitzender, cylindrischer *Sinneskolben* und endlich 4 *Sinneskegel* mit Borsten an der Spitze, der kleinste extern, die 3 übrigen grösseren intern entwickelt.

Mundwerkzeuge beissend.

Länge von 0.8 mm. — 1 mm.

Gefunden von H. Dr R. Jeannel und Dr G. A. Racovitza in der Grotte « Ifri Ivenan » (nach « Biospeologica » VI (1) ist die Grotte « située à 2 km. à l'O. de l'Oulad ben Dahmane, commune de Palestro, province d'Alger » (Algérie), Nummer 170 der Kollektion « Biospeologica ». Es ist überhaupt

die erste im modernen Sinne beschriebene nordwest afrikanische Kollembole (Marokko, Algier, Tunis), weil die seinerzeit von Prof. Corrado PARONA beschriebenen 5 Kollembolen (2) einer gründlichen Revision inheutiger Auff assung benötigen. Nähere Details über das Vorkommen, Le bensweise u. s. w. des Tieres haben die Entdecker bisher nicht mitgeteilt, weil das Tier so unauffälig ist. Nach der in « Énumération » gegebenen allgemeinen Schilderung der Grotte « Ifri Ivenan » (2, 364-365) scheint es, dass *Acherontiella* in der Grotte auf Fledermausexkrementen lebt.

SYSTEMATISCHE EINREIHUNG.

Durch die ganze äussere Körperform, den ganzen Habitus, verschiedene negative Charaktere, wie Abwesenheit des Sprungapparates, Abwesenheit der Sehorgane, weisse Farbe ist Acherontiella täuschend ähnlich einem kleinen *Onychiurus Gerv.* (früher *Aphorura Mac Gill*), aber *fehlende Pseudocellen*, dieser wichtige, positive Charakter der Onychiurinae, lässt augenblicklich systematische Einreihung von *Acherontiella* zu den *Hypogastrurinae Börner* erkennen. Nach den Beschreibungen der letzten Jahren : SCHÄFFER **1897** (3), ABSOLON **1900** (4), BÖRNER **1900** (5), WILLEM **1902** (6), LINNANIEMI **1912** (7) und durchfgeführter Revision (Litt. Verz. sub 7 und 8) unterscheiden wir bei der Subfamilie *Hypogastrurinae* diese Genera : *Hypogastrura* BÖRNER (früher *Achorutes* TEMPL.), *Mesachorutes* ABSOLON, *Schäfferia* ABSOLON, *Xenylla* TULLBERG, *Willemia* CB, *Triacanthella* SCHÄFFER, *Triacanthurus* WILLEM und *Beckerella* LINNAN. Die wohlbekannten, durch viele Arten vertretenen und positive Charaktere (Anwesenheit der Augen, des Postantennalorganes, der Sprunggabel) sich auszeichnenden Gattungen *Hypogastrura* (+ Subg. *Schoetella* SCHÄFFER), *Xenylla* TULLBERG, und *Triacanthella* SCHÄFFER (diese auserdem subantarktisch !) kommen beim Vergleiche mit *Acherontiella* überhaupt nicht in Betracht, ebenso nicht die andere Antarctis bewohnende, zufälligerweise auch von E.-G. Racovitza, dem Zoologisten der denkwürdigen « *Belgica* » Südpolarfahrt, entdeckte Form *Triacanthurus clavatus* WILLEM. (besitzt gut entwickelte Augen, Postantennalorgan, Sprungapparat, Empodialanhang, grosse Analpapillen mit Analdornen u. s. w.). Wichtiger ist es schon die ebenfalls höhlenbewohnenden Gattungen *Mesachorutes* ABSOLON und *Schäfferia* ABSOLON in Vergleich zu ziehen. *Mesachorutes* im Habitus etwas der *Acherontiella* ähnlich, ist aber eine der « sprungfähigsten Collembolen » und besitzt ausserdem ein grosses

Postantennalorgan und sehr grosse Augen mit tiefschwarzen Augenpigmenten. *Schäfferia* wurde bis heutzutage in 2 weit enfernten Höhlengebieten resp. Höhlen gefunden und zwar zuerst in der Kolossalhöhle « Katharinengrotte » in Mähren (ausserdem auch in der « Byčiskála-höhle » sehr zahlreich in den Fledermausexkrementen der höher liegenden alten Rinnsäle (sg. « Brunnagrotte »), 2 Jahre später von Prof. Dr V. Willem in der belgischen Grotte « Han-sur-Lesse » von H. Prof. Dr V. Willem, dem meine Arbeit (4) wahrscheinlich entgangen ist allerdings als *Octomma longispina* n. g. n. p. beschrieben (9), doch stellte in demselben Jahre Koll. Börner (10) die Identität von *Octomma* mit *Schäfferia* fest). Als dritter Fundort kommt dazu die im Département l'Ariège gelegene Höhle genannt « La Caougne » de Montségur, aus der Kollektion « Biospéologica » (1, p. 358-360).

Schäfferia ist also eine ausgesprochen subterrane Form, von grossem Areale, dessen Grenzen sich wahrscheinlich in der Zeit noch erweitern werden ; sie ist aber auch durch Anwesenheit von Augen (3 : 3 oder 4 : 4), ein sehr auffallendes Postantennalorgan, sehr grosse Analpapillen und Analdornen, gut entwickelten Empodialanhang und Anwesenheit der Furca ganz verschieden von *Acherontiella*. Es bleibt also die winzige *Willemia* C. B. übrig, die bis heutzutage in einer Art W. anophthalma aus Hessen, Finnland (Linnaniemi, 11), Russland (Umgebung von Reval, Linnaniemi, 12), Norwegen (Linnaniemi, 13), und England (Buckinghamshire, Shoebotham, 14) bekannt ist. Mit dieser Gattung ist auch *Acherontiella* blutverwandt, teilt mit ihr Zurückbildung des Sprungapparates, Abwesenheit der Augen und Farbe, unterscheidet sich aber durch Anwesenheit des Postantennalorganes und Anwesenheit des Empodialanhanges. Trotzdem hätte ich aber *Acherontiella* dem Genus *Willemia* beigezogen und hätte dementsprechend die Gattungsdiagnose von *Willemia* erweitert und die Gattung in 2 Subgenera getrennt, aber die sonderbare Bildung des Antennal-organes IV erlauben dieses Compromiss nicht, sondern bieten für das nordafrikanische Höhlentierchen eine neue Gattung aufzustellen. Nach dieser Auffassung wäre die Gattungsdiagnose der Gattung *Acherontiella im folgenden Sinne aufzustellen* :

Subclassis *Apterygota* Oudemans
Ordo *Collembola* Lubb.
Fam. *Poduridae* Lubb. B.
Subfam. *Hypogastrurinae* C. B.
Acherontiella n. gen.

Onychiurusartige Körperform. Haut granuliert. Beissende Mundwerkzeuge. Augenorgane, Sprungapparat, Postantennalorgan, Analpapillen, Analdorne, Empodialanhang fehlen. Antennalorgan III normal, Antennalorgan IV aus 4 kugeligen Sinneskolben proximal, aus einem cylindrischen Sinneskolben und 4 Sinneskegeln distal bestehend. Höhlenbewohnende, durch archaistische. negative Charaktere sich auszeichnende Form. Patria so weit bisher bekannt, Algier.

Bisher nur eine Art *A. onychiuriformis* n. sp. Der von Koll. Linnaniemi (früher Axelson) vorgeschlagene Schlüssel zur Bestimmung der *Hypogastrurinae* Genera wäre also in dieser Form zu ergänzen :

I. Furca und Tenaculum gänzlich rückgebildet, Augen fehlen. Analdornen sehr klein oder fehlend, Körperfarbe weiss.

I*a*. Empodialanhang fehlend, Postantennalorgan fehlend. Antennalorgan IV mit 4 kugeligen Sinneskegeln.......................... *Acherontiella* n. gen.

I*b*. Empodialanhang vorhanden, Postantennalorgan ausgebildet. Antennalorgan IV normal mit mehreren plumpen Sinneshaaren .... *Willemia* C. B.

II. Furca und Tenaculum vorhanden, Augen vorhanden :

Xenylla Tullb, *Beckerella* Linnan, *Hypogastrura* Bourlet, *Mesachorutes* Absolon, *Schäfferia* Absolon.

(eventuell noch andere, bisher nicht geklärte Gattungen, wie *Brachynsius* Macg. *Oudemansia* Schött).

CITIERTE LITERATUR.

1. Jeannel (R.) et Racovitza (E.-G.). — Enumération des grottes visitées 1906-1907 (2e série) (Biospéologica VI) (*Arch. de Zoolog. expérimentale et générale*). A. XXXVIII, S. 4. T. VIII. N. 4. P. 327-414.

2. Parona (C.). — Materiali per lo studio della fauna Tunisiana raccolti da G. e L. Doria. IV. Sopra alcune Collembola e Thysanura di Tunisi (*Annali del Museo Civico*. Ser. 2 Vol. I 1884. p. 425-438. Tav. II).

3. Schäffer (C.). — Apterygoten (*Veröffentlichungen der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise*. Hamburg 1897). (*Triacanthella*).

4. Absolon (K.). — Vorläufige Mitteilung über einige neue Collembolen aus den Höhlen des mährischen Karstes. (*Zoologischer Anzeiger*. Bd. XXIII. N. 615. 1900. p. 265-269.) (*Schäfferia*, *Mesachorutes*.).

5. Börner (C.). — Ueber ein neues Achorutidengenus *Willemia*, sowie 4 weitere neue Collembolenformen derselben Familie. (ibidem. Bd. XXIV. N. 468. 1901. p. 422-433.) (*Willemia*.)

6. Willem (V.). — Collemboles. « *Résultats du Voyage du S. Y. Belgica* en 1897, 1898, 1899, sous *le commandement de A. de Gerlache de Gomery. Rapports scientifiques. Zoologie*. Anvers 1902. (*Triacanthurus*).

7. Linnaniemi (W.-M.). — Die Apterygoten Finnlands. II. — Spezieller Teil. (*Acta Societatis scientiarum Fenniae*. T. XL. N. 5. 1912. p. 1-362. fl. I-XVI.) (*Beckerella*.)

8. BÖRNER (C.). — Das System der Collembolen nebst Beschreibung neuer Collembolen des Hamburger Naturhistorischen Museums. (*Mitt. aus dem Naturhistorischen Museum* ». Bd. XXIII, 1906. p. 147-188.)

9. WILLEM (V.). — Note préliminaire sur les Collemboles des grottes de Han et de Rochefort. (*Annales de la Société Entomologique de Belgique* ». T. XLVI 1902, p. 275-283.)

11. LINNANIEMI (V.-M.). — Zur Kenntnis der Apterygotenfauna von Tvärminne. (*Festschrift für Palmén* Nr 15. Helsingfors 1905.)

12. LINNANIEMI (W.-M.). — Beitrag zur Kenntnis der Collembolenfauna in der Umgebung Revals. (*Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica*. Bd. 28. N. 2. 1906. Sep. 22 p.).

13. LINNANIEMI (W.-M.). — Zur Kenntnis der Apterygotenfauna Norwegens. (*Bergens Museums Aarbog*. 1911. N. 1. Sep. 28 p.).

14. SHOEBOTHAM (J.-W.). — Some Records of Collembola new to England, with Description of a new species of Oncopodura. (*Annals and Magazine of Natural History* ». Ser. 8. Vol. VIII. 1911. p. 37-39 Pl. III.)

II

NOTE SUR LES MŒURS DU *NEMOSCOLUS LAURAE* E. SIMON

PAR

JEANNE BERLAND

Licenciée ès-sciences

Reçu le 13 novembre 1912.

Au mois de mai 1911, je capturai à Banyuls-sur-mer un *Nemoscolus Laurae* femelle, non adulte, avec sa retraite. Cette petite Araignée, qui appartient à la famille des Argiopides, est très proche de *Cyclosa conica* PALL. et avait même autrefois été rapportée au genre *Cyclosa*. Sa taille moyenne est de 9 à 11 mm. Je mis le *Nemoscolus Laurae* en observation après l'avoir séparé de la retraite où il était caché, lorsque je le pris. Celle-ci est de forme conique, le sommet dirigé vers le haut, la base large avec, sur un côté, une pointe plus ou moins longue. Extérieurement ce tube est parsemé de brins de feuilles, de parcelles de terre, de débris



FIG. 1. *Nemoscolus Laurae* E. Simon. Première retraite ; *a*, abdomen de l'animal dépassant à la partie supérieure. × 131.



FIG. 2. Première retraite à un état plus avancé après 2 jours de travail. × 131.

d'insectes capturés etc. Intérieurement un tube de soie très fine et très serrée en fait une retraite confortable.

L'ensemble du cône est tel qu'il est presque rigide ; la pointe est suspendue en haut par un fil gros et solide fixé à une branche d'arbuste ou une saillie de rocher ; la base est maintenue ouverte par un ensemble de fils



FIG. 3. Deuxième retraite, état définitif. × 3.



FIG. 4. Retraite normale. × 3.

prolongeant cette ouverture et décrivant un cercle beaucoup plus large.

Je mis à la disposition du *Nemoscolus Laurae* de la terre et des brins d'herbe ; assez rapidement il fila d'abord sa toile et commença la construction de sa cachette (fig. 1). Malheureusement les détails précis sur la façon dont il s'y prend m'ont échappé, car, quel que fût l'éclairage employé, le *Nemoscolus Laurae* n'a jamais travaillé devant moi : dans la journée il ne file pas, la nuit il file, mais dans le silence et l'obscurité les plus

complets. Je n'ai donc pu que vérifier son travail chaque matin. Il commence par la partie inférieure la plus large de sa retraite, ce qui est tout à fait étrange, la façon la plus simple de procéder nous paraissant être de commencer par la partie supérieure, ce qui a été observé pour d'autres Araignées que le *Nemoscolus* ayant une retraite à peu près de même type (1). Au fur et à mesure qu'il la tisse, il y ajoute des matériaux solides résistants. Mais au bout de deux jours les brins d'herbe se flétrissaient et le *Nemoscolus* n'avançait plus la construction de sa retraite, préoccupé de rétablir l'équilibre de celle-ci qu'il voulait verticale (fig. 2). Je la lui enlevai et lui mis des bruyères, afin qu'il s'en servît comme d'appui rigide pour fixer les fils suspenseurs.

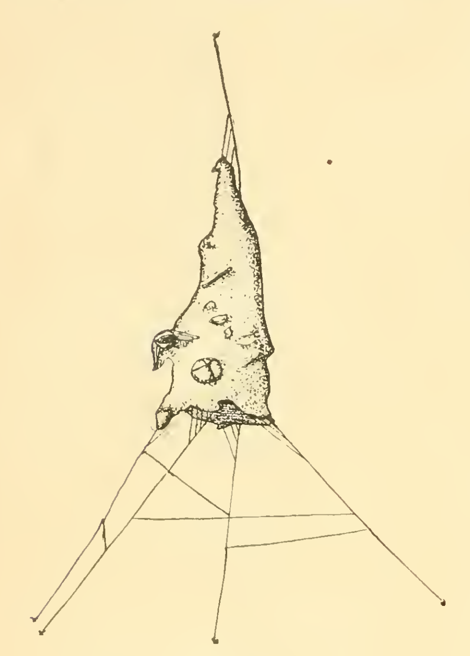


Fig. 5. Deuxième retraite. × 1, 5.

Une seconde fois le petit animal se mit à l'œuvre et bâtit une cachette presque deux fois plus grande (fig. 3). Il lui fallut environ une semaine pour la terminer ; dès le premier jour il s'y réfugia, la partie antérieure de son corps étant seule protégée, son abdomen restant à découvert hors du tronc de cône qui l'entourait comme d'une bague (fig. 1). Dès le début les fils qui tiennent l'ouverture béante sont placés et quelques fils provisoires maintiennent la partie supérieure de cette sorte de bague.

Lorsque la construction est achevée le tube est vertical, et si par suite d'un accident il y a une rupture d'équilibre l'animal le rétablit la nuit suivante. Jamais il ne travaille de jour, même si une proie a dévasté sa toile, même si sa retraite est bousculée (2). Un fait assez curieux se produisit le cône étant achevé : une nuit il le tranporta à environ 15 centimètres de la place qu'il occupait tout d'abord et le suspendit

(1) Notamment pour l'*Araneus labyrintheus* Hentz d'Amérique.

(2) La retraite construite diffère de la retraite normale d'un *Nemoscolus* par l'absence de pointe latérale (fig. 3, 4, 5).

à nouveau. Il convient de remarquer que la retraite est beaucoup plus lourde et plus haute que l'animal lui-même, et qu'il la déplaça, malgré les difficultés d'un chemin encombré de brindilles de bruyères emmêlées, sans la moindre déchirure.

Le *Nemoscolus Laurae* s'il ne travaille que la nuit chasse toute la journée, matin soir, peu lui importe. Depuis le mois de mai jusqu'en octobre, je lui donnai des Diptères tous les jours à des heures différentes et régulièrement il guette la proie empêtrée dans sa toile, bondit sur elle, l'entoure de fils, la mord et la traîne, jusqu'au bord de sa retraite où il la suce.

C'est à reculons qu'il entre, la proie reste à l'extérieur et à l'extrémité ouverte du tube, d'où le vent la détache ultérieurement.

Au début de mai le *Nemoscolus Laurae* fit une mue, quatre semaines plus tard il en fit une seconde, qui fut la dernière. Il mourut à la fin de novembre 1911.

III

CONSIDÉRATIONS SUR LES ATTITUDES ET LA LOCOMOTION DE L'HIPPOCAMPE

ÉTUDE CHRONOPHOTOGRAPHIQUE.

PAR

R. ANTHONY ET L. CHEVROTON (1)

Reçu le 27 novembre 1912.

Le film sur lequel est basé la présente étude a été réalisé par l'un de nous (2) au laboratoire privé du Professeur François-Franck, au Cap Ferret, près d'Arcachon.

Dérivant incontestablement de formes téléostéennes plus adaptées à la vie nageuse, les Hippocampes, qui sont les plus spécialisés des Syngnathidæ, se caractérisent surtout au point de vue éthologique général par le fait qu'*ils mènent une existence benthonique* et *sont arboricoles*.

(1) *Travail de la Station physiologique du Collège de France et du Laboratoire de M. François-Franck, au Cap Ferret.*

(2) L. Chevroton.

Cette double condition d'existence a déterminé chez eux un ensemble de caractères morphologiques particuliers qui les différencient profondément des autres téléostéens.

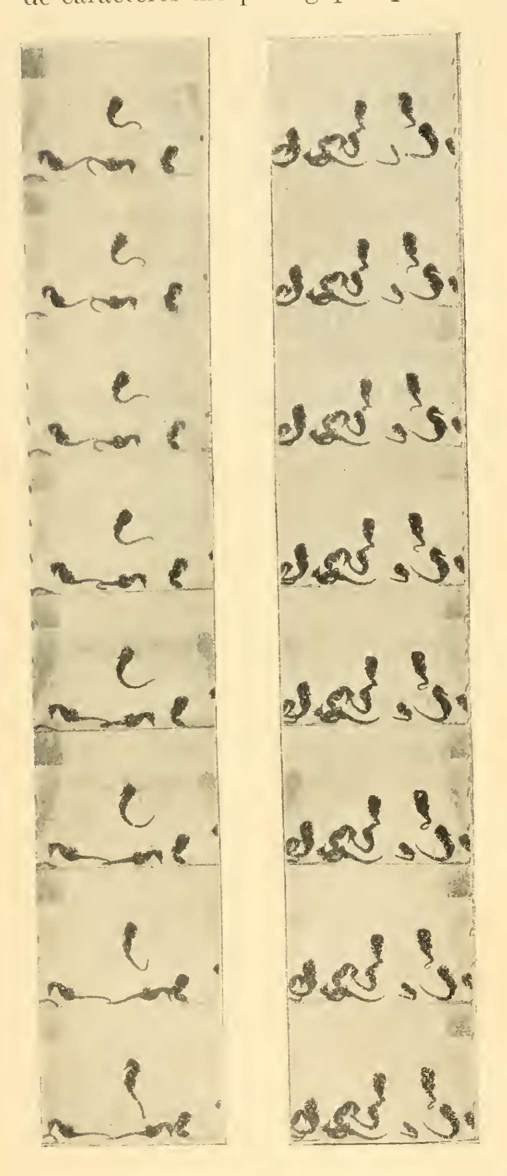



FIG. 1. Trois fragments de la bande chronophotographique destinés à montrer quelques attitudes de l'Hippocampe.

C'est sans doute à leur mode de vie benthonique qu'ils doivent l'aspect tourmenté de la surface de leur corps que n'ont pu polir les filets liquides, l'état de régression plus ou moins avancé de toutes leurs nageoires, á l'exception de la dorsale, les dispositions anatomiques spéciales en rapport avec le mode actif de respiration auquel sont astreints tous les Poissons de mœurs sédentaires.

Mais, ce qui différencie essentiellement les Hippocampes des autres téléostéens du benthos, c'est qu'ils ne vivent pas comme eux en contact direct et permanent avec le fond. En raison de ce fait, au lieu de présenter comme eux une forme aplatie dans le sens de la pesanteur, dorso-ventrale chez les euthétiques comme les Callionymes, bitatérale chez les Pleuronectes, ils ont une section du corps plus ou moins arrondie.

De même, et cette particularité est, ainsi que nous le verrons plus loin, en rapport étroit avec leur arboricolisme, ils ont conservé leur vessie natatoire que les autres téléostéens benthoniques ont généralement perdu ou tendent à perdre.

L'arboricolisme des Hippocampes a ceci de très particulier que, contrairement à celui de l'Anabas et du Periophtalmus par exemple, susceptibles, comme l'on sait, de pouvoir grimper le long des branches des arbres et des racines qui émergent de l'eau, il s'exerce au sein même du milieu liquide. Les plantes marines constituent le substratum de ces téléostéens arboricoles tout comme la végétation terrestre est celui des arboricoles aériens.



Fig. 2. 1. Hippocampe nageant en position oblique.
2. Position verticale exagérée.

Au surplus, comme la grande généralité des oiseaux percheurs en milieu atmosphérique par exemple, les Hippocampes sont arboricoles en station seulement ; leur locomotion s'effectue à l'aide des mêmes moyens que celle des autres animaux de leur groupe c'est-à-dire par la nage.

Leur fixation est exclusivement réalisée par la queue. Dans l'adaptation à l'arboricolisme en milieu aérien la queue ne joue au contraire qu'un rôle accessoire, le rôle principal étant tenu par les extrémités. On conçoit que chez un Poisson dont les extrémités ont nécessairement subi du fait d'une spécialisation nectonique préexistante de profondes modifications et ont perdu par conséquent toute plasticité, il ne peut en être ainsi.

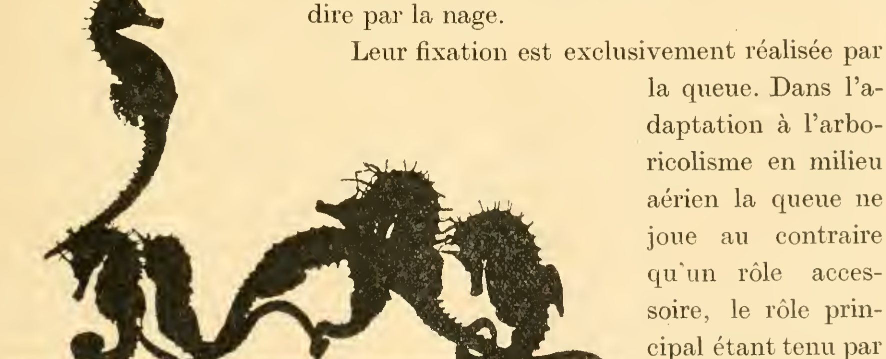


Fig. 3. Hippocampe nageant en position verticale. Au-dessous, groupe d'Hippocampes reposant sur le fond.

Comme celle de nombreux arboricoles en milieu aérien, la queue de l'Hippocampe est devenue préhensile. Elle présente d'ailleurs les mêmes caractères adaptatifs, la prédominance des muscles ventraux notamment. Enfin, en raison de sa spécialisation particulière, elle a complètement perdu sa nageoire terminale devenue inutile.

L'existence arboricole implique des mouvements beaucoup plus variés et beaucoup plus complexes que la vie nageuse qui est celle qu'affectent dans leur ensemble les poissons téléostéens. Aussi, les Hippocampes se différencient-ils étrangement des autres animaux de leur groupe sous le double rapport des formes générales et de la musculature pour se



FIG. 4. Hippocampe partant de la position de repos (1re image) ; nageant en position oblique (2e et 3e images) ; nageant en position verticale (4e image) ; position verticale exagérée (5e image).

rapprocher au contraire par un curieux phénomène de convergence, des vertébrés supérieurs à existence aérienne. Effilé et se terminant par atténuation progressive leur corps est développé d'avant en arrière dans toute sa région antérieure qui présente extérieurement l'aspect d'un vrai thorax, dont les prolongements des écussons dermiques figureraient en quelque sorte les côtes, et même, plus bas, jusqu'à un certain point, d'un abdomen, l'ensemble de ces deux régions étant nettement distinctes de la queue.

Leur musculature aussi diffère totalement de celle qui caractérise les poissons nageurs du type le plus habituel et se rapproche encore assez au contraire, à certains égards du moins, par le fait du même phénomène de convergence, de ce qui existe chez les vertébrés supérieurs à mouvements complexes. Il semble qu'on puisse expliquer de la façon suivante cette particularité.

Toute adaptation, et, plus particulièrement l'adaptation à la vie aqua-

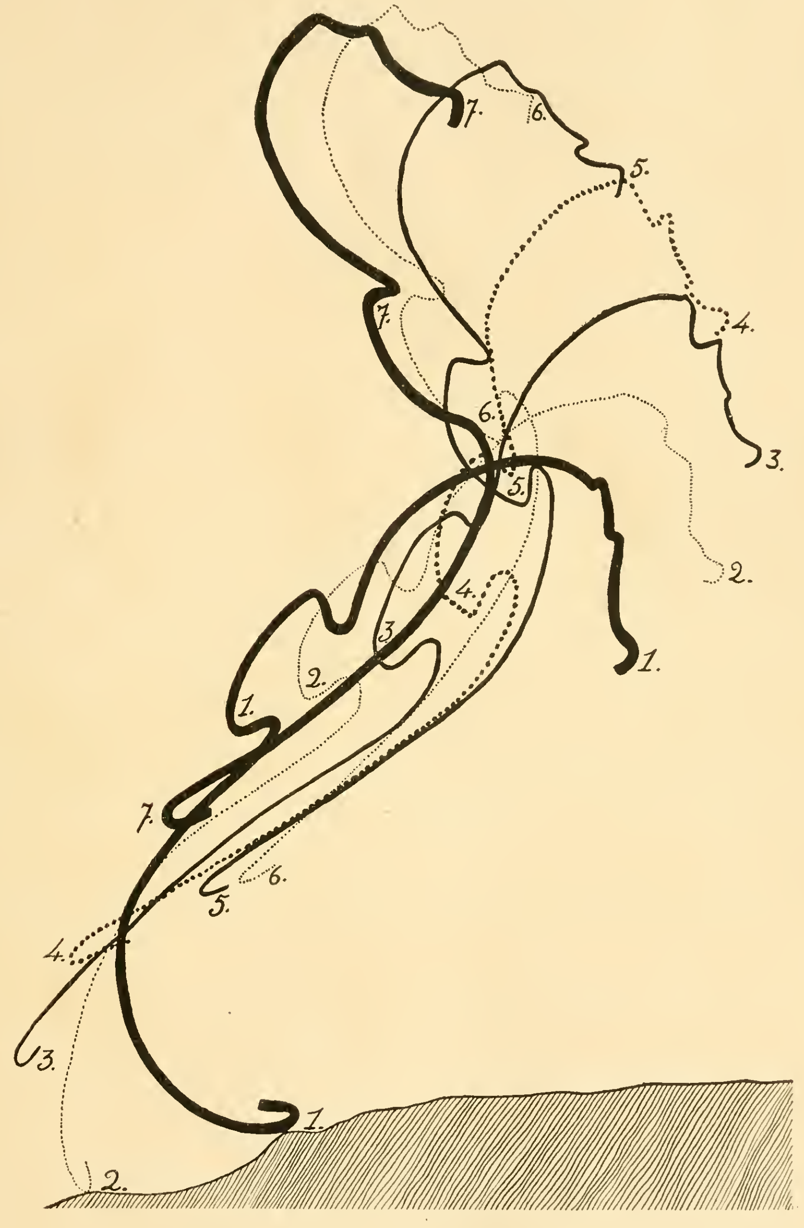


Fig. 5. Tracé des silhouettes dorsales successives d'un Hippocampe s'élevant du fond (1 et 2), nageant d'abord en position oblique (3 et 4), puis en position de plus en plus verticale (5, 6, 7). On peut voir l'augmentation progressive des courbures lombaire et cervico-dorsale, ainsi que la diminution également progressive de l'angle cephalo-rachidien. A partir du moment où il affecte la position verticale l'Hippocampe n'avance plus dans le sens horizontal, il se déplace seulement de bas en haut.

tique, lorsqu'elle atteint un degré de perfection suffisant et devient exclusive, présente ceci de caractéristique que les mouvements de l'animal tendent à être de moins en moins variés et à se répéter constamment toujours identiques à eux-mêmes. Il en résulte, en ce qui concerne le système musculaire du moins, une simplicité qui pourrait, à première vue et dans certains cas, être interprêtée, comme ayant une signification ancestrale et primitive et, qui est au contraire le résultat longuement acquis d'une évolution poussée dans ses dernières limites.

Chez les Téléostéens nageurs bien caractérisés, le revêtement musculaire est, comme l'on sait, composé de tranches (myotomes) depuis la partie postérieure de la tête jusqu'à la nageoire caudale. Ces tranches musculaires séparées les uns des autres par des cloisons fibreuses sont constituées de courtes fibres rectilignes et parallèles.

Déjà chez les Syngnathes, qui peuvent nous donner une idée des formes par lesquelles les Hippocampes se relient aux autres téléostéens nectoniques, les muscles répondant à un mode de vie très différent de celui des Téléostéens nageurs, ne forment plus une masse compacte et épaisse aussi nettement divisée en myotomes ; ils tendent au contraire à s'individualiser dans le sens longitudinal et à présenter une disposition plus compliquée, en rapport avec des mouvements également plus complexes. Il ne s'agit plus seulement pour ces animaux de maintenir leur axe rigide ou d'incurver légèrement leur corps à droite ou à gauche. Leurs mouvements ne correspondent plus uniquement à des besoins de direction toujours à peu près identiques, ce sont les résultats d'actes compliqués et sans cesse variables.

Chez l'Hippocampe, la complication atteint son maximum, et, le processus d'individualisation de muscles particuliers est beaucoup plus avancé.

Il existe par exemple de véritables courts et longs extenseurs de la tête développés aux dépens des segments musculaires dorsaux.

Il existe aussi des fléchisseurs de la tête et du rachis qui dépendent des segments musculaires ventraux des Téléostéens nageurs. C'est au dépens enfin de la couche latéro-ventrale que se développent de véritables muscles intercostaux très comparables à ceux des Mammifères, et, séparés par des régions fibreuses transversales qui ont tout à fait l'aspect et la direction de véritables côtes.

Il semble évident que ces sortes de muscles intercostaux se sont constitués par le fait de la compression exercée sur le revêtement muscu-

laire continu par les prolongements latéraux des écussons dermiques qui

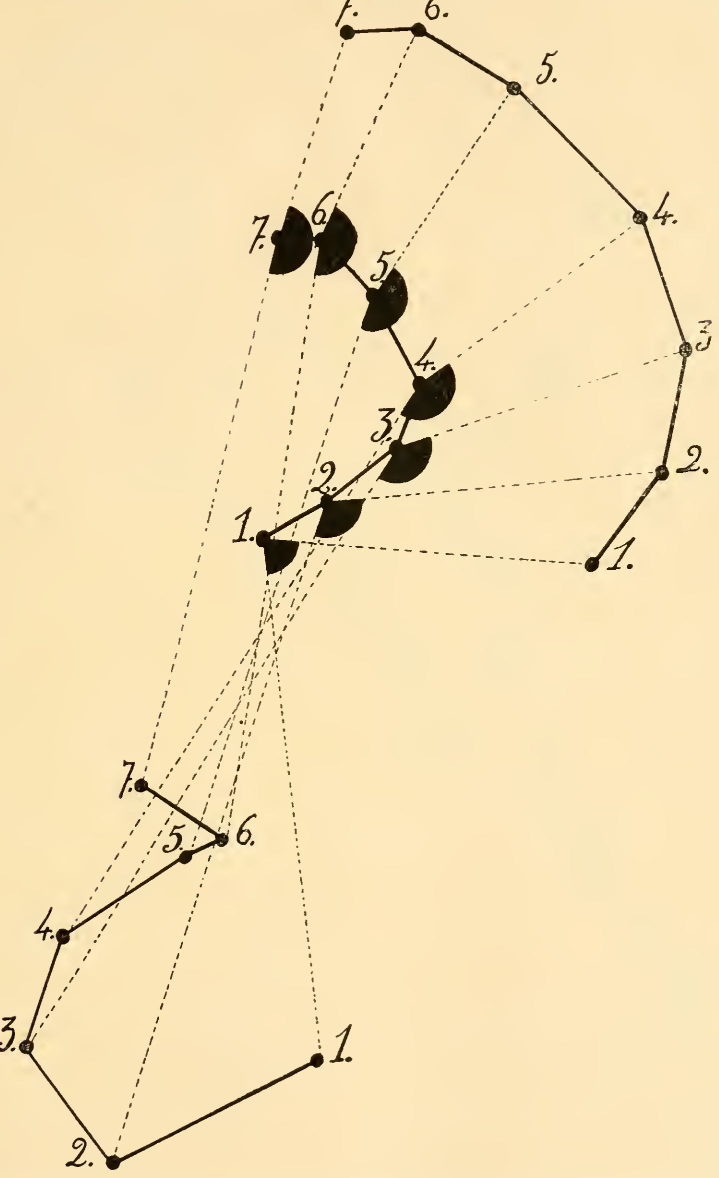


FIG. 6. Epure se rapportant à la figure précédente ; les points 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 marquent : en bas l'extrémité de la queue, au milieu l'extrémité supérieure de la nageoire dorsale, en haut la bouche. Par les dimensions des secteurs en noir et des longueurs des lignes en pointillé on peut apprécier la valeur des courbures rachidiennes dans leur ensemble suivant les différentes positions de l'animal. Le raccourcissement progressif de bas en haut des lignes rejoignant la nageoire dorsale à la bouche permet notamment de se rendre compte de l'augmentation de la courbure cervicale et de la diminution de l'angle céphalo-rachidien de 1 à 7.

joueraient ainsi le même rôle morphogénique que les côtes chez les Mammifères (1).

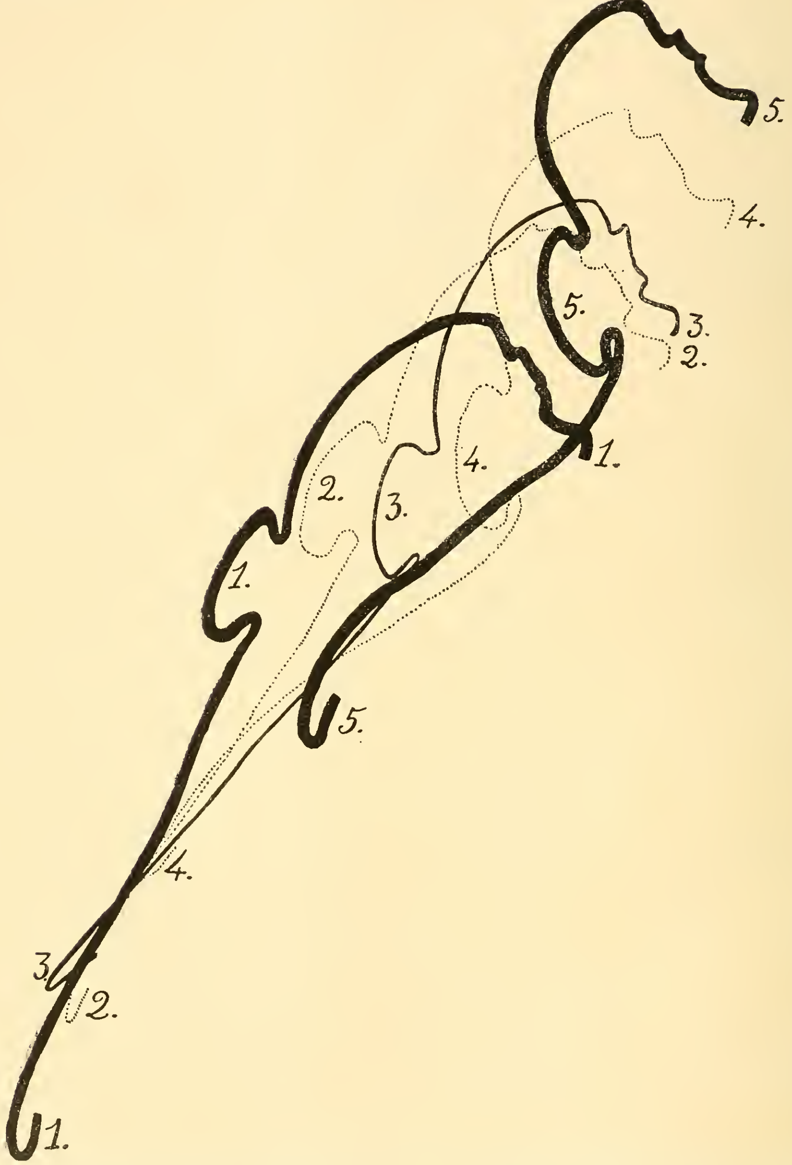


Fig. 7. Tracé des silhouettes dorsales successives d'un Hippocampe nageant et passant de la position oblique (1, 2 et 3) à la position verticale (4 et 5). Mêmes observations pour la figure 5.

(1) Voir pour la description plus détaillée de la musculature de l'Hippocampe : R. Anthony. Contribution à l'étude morphologique générale des caractères d'adaptation à la vie arboricole chez les Vertébrés. *Ann. des Sc nat. Zoologie* 1912).

Dans les algues où ils vivent, les Hippocampes affectent une position dressée la tête dirigée en haut, ce qui leur est possible grâce au fait qu'ils possèdent une vessie natatoire. Si, comme la plupart des autres poissons benthoniques, ils étaient dépourvus de cet organe, en raison même du poids de leur corps ils affecteraient nécessairement une position renversée peu favorable pour la recherche de la nourriture et pour le départ.

C'est, semble-t-il, à la sélection naturelle que l'on doit attribuer dans ce cas la persistance de cet organe.

C'est aussi à leur attitude verticale que les Hippocampes doivent de présenter avec la forme humaine un caractère de convergence des plus curieux et des plus inattendus.

Fig. 8. Epure se rapportant à la figure précédente et construite de la même façon que celle de la figure 6. En 1 et en 2 l'animal occupe à peu près la même position, les courbures sont identiques. En 3 la courbure lombaire commence à s'accuser. En 4 et 5 elle s'accuse de plus en plus en même temps que la courbure cervicale devient plus prononcée et que l'angle céphalo-rachidien se ferme (diminution progressive des lignes pointillées de la nageoire à la bouche).

Chez les Téléostéens du type habituel la tête est dans le prolongement du rachis, et, ce dernier est surtout caractérisé par sa rectitude. On conçoit d'ailleurs, étant données les

nécessités du mode de vie et du mode de locomotion de ces animaux, qu'il n'en saurait être autrement.

Chez les Hippocampes la tête forme au contraire avec le rachis un angle de 90° à 100°.

De plus, depuis son début jusqu'au commencement de la nageoire dorsale, ce dernier décrit une courbe parabolique à concavité antérieure. Au niveau de la nageoire dorsale il s'infléchit à nouveau présentant une courbure à concavité postérieure qui est une véritable courbure lombaire. Puis, après la nageoire dorsale, il s'incurve encore, présentant une nouvelle courbure à concavité ventrale, à laquelle fait suite une courbe modifiable en raison de la préhensilité de la queue (voy. fig. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9 et 10).

Cette disposition très particulière peut être rapprochée de celle qui s'observe chez l'Homme qui, seul parmi les Mammifères, présente un angle céphalo-rachidien de 90° et une courbure lombaire nettement accusée. Dans les deux cas ce double caractère est en rapport avec les nécessités de l'attitude verticale et les conditions de l'équilibre.

Lorsqu'on observe les Hippocampes au repos on les voit généralement accrochés par leur queue préhensile aux algues du fond ou noués en quelque sorte les uns aux autres formant des manières de paquets (voy. fig. 1 et 3).

Ils présentent alors souvent une attitude verticale. Plus cette attitude est parfaite, plus leurs courbures rachidiennes s'accusent.

Très souvent, pendant la station, la nageoire dorsale, qui est la plus développée de toutes et semble jouer de rôle de stabilisateur, est animée de mouvements. Elle paraît exécuter un mouvement particulier donnant naissance à une onde qui parcourt l'organe d'avant en arrière, chaque rayon décrivant, semble-t-il pour son propre compte, un déplacement angulaire d'un côté à l'autre du corps, et, les rayons se succédant dans ce mouvement d'avant en arrière de telle sorte que, dans le même moment, les uns occupent la position extrême de droite, les autres la position extrême de gauche, d'autres enfin la position intermédiaire.

Pour se déplacer l'animal déroule sa queue et met en mouvement ses nageoires pectorales dont chaque point du bord paraît former en se déplaçant des 8 de chiffre ; généralement la nageoire dorsale continue à se mouvoir pendant la progression.

L'Hippocampe, lorsqu'il nage n'affecte jamais, comme les poissons téléostéens du necton, et, comme le font encore les Syngnathes ses proches voisins, moins spécialisés pour la vie arboricole, une attitude horizontale.

Son axe reste toujours oblique, parfois même tout à fait vertical. Il en résulte que lorsque l'animal veut se déplacer dans le sens longitudinal, il effectue nécessairement toujours en même temps une certaine ascension. C'est dans ce cas que l'axe de son corps est oblique. Il prend la position verticale lorsqu'il veut se déplacer en hauteur (voy. fig. 2, 3, 4, 5, 7).

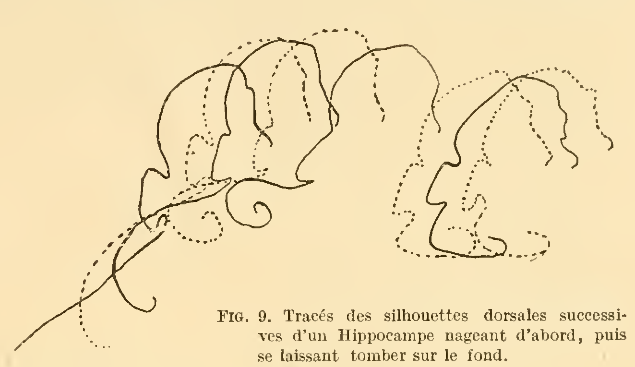


Fig. 9. Tracés des silhouettes dorsales successives d'un Hippocampe nageant d'abord, puis se laissant tomber sur le fond.

Lorsque l'Hippocampe nage en position oblique ses courbures rachidiennes (cervico-dorsale et lombaire) sont peu accentuées et l'angle céphalo-rachidien plus ouvert, en même temps que la queue tend à prendre une direction rectiligne (voy. fig. 5, 6, 7, 8,).



Fig. 10 Atterrisage de l'Hippocampe.

Lorsqu'il passe au contraire de la nage en position oblique à la nage en position verticale les mêmes courbures rachidiennes s'accentuant au maximum, l'angle céphalo-rachidien tend à se fermer et la queue se

rejette en arrière tendant à décrire une courbe inverse de celle qu'elle affecte lorsque l'animal s'en sert pour s'accrocher aux algues. (voy. fig. 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9).

Les figures 5 et 7 rendent particulièrement bien compte de ce fait et les épures qui les complètent (figures 6 et 8) permettent d'apprécier les modifications que subissent les courbures rachidiennes suivant les différents moments de la locomotion.

Lorsqu'il descend, l'hippocampe arrête (c'est du moins le résultat de nos observations actuelles) le mouvement de ses nageoires ; se ramasse en quelque sorte sur lui-même incurvant son rachis de façon à lui donner l'aspect d'une courbe générale concave en avant et se laisse tomber (voyez fig. 9 et 10.)

Cette courte étude des attitudes et de la locomotion de l'Hippocampe est encore très incomplète. Il y aurait un très grand intérêt à rechercher avec l'aide des procédés chronophotographiques, les seuls indiqués pour ce genre d'investigation, le mode de fonctionnement des nageoires. Nous regrettons de ne pouvoir pour le moment fournir un éclaircissement à cet égard, mais nous avons réalisé cet été, dans le Laboratoire de M. François-Franck, au Cap Ferret, des prises de vues chronophotographiques qui précisent très nettement le détail de ce fonctionnement.

Nous avons surtout poursuivi l'analyse très délicate des ondulations si rapides de la nageoire dorsale.

Ces divers points feront l'objet d'un travail complémentaire.

Les directeurs-gérants : *Paru le 26 Janvier 1913.*

G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Fontenay-aux-Roses. — Imp. L. Bellenand. — 21926

ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
FONDÉES PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE
G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago
ET
E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

Tome 51. NOTES ET REVUE Numéro 2.

IV

NOTE PRÉLIMINAIRE SUR LE *CRIBELLUM* ET LE *CALAMISTRUM* DES ARAIGNÉES CRIBELLATES ET SUR LES MŒURS DE CES ARAIGNÉES

PAR
JEANNE BERLAND
Licenciée ès-sciences

Reçu le 28 janvier 1913.

En 1911, je me suis occupée des Araignées Cribellates femelles au point de vue spécial des deux organes *cribellum* et *calamistrum* qui leur sont propres (1).

Le *cribellum* est cette paire de filières supplémentaires qui a été découverte par J. Blackwall.

Sa surface est tantôt unique, tantôt divisée en deux aires cribellées, très rarement (*Dresserus*) en plusieurs aires. Ce *cribellum* est toujours

(1) Jeanne Courtois. Note sur le *cribellum* et le *calamistrum* des Araignées Cribellates. *Diplôme d'études supérieures. Faculté des Sciences. Paris,* 1911.

situé entre les filières inférieures ou en arrière de celles-ci. La soie qui est issue des fusules du *cribellum* se distingue à première vue par son aspect floconneux, sa couleur bleuâtre (je donnerai quelques dessins un peu plus loin).

En rapport avec le *cribellum* se trouve sur le métatarse de la quatrième paire, à la surface supérieure, le *calamistrum*, sorte de peigne constitué par des poils forts et plus ou moins régulièrement recourbés.

Les Araignées cribellates se servent du *calamistrum* pour tordre la soie qui est alors dite *calamistrée.*

Je poursuis aujourd'hui chez les mâles l'étude commencée uniquement sur les femelles en 1911 ; j'ai pu observer sur eux ces organes spéciaux aux Araignées Cribellates. LUDWIG KOCH en 1871 (1) avait émis l'opinion que les femelles possédaient seules ces organes.

F. DAHL en 1901 (2) disait en propres termes : « Le mâle, à sa dernière mue, perd totalement ou ne conserve que des vestiges rudimentaires de ces organes, il ne file plus à ce moment de toile pour capturer les proies et peut être privé de *cribellum* et de *calamistrum.*

H. COMSTOCK en 1912 (3) dans un travail tout à fait récent, répète l'opinion générale des auteurs à ce sujet. Il est assez curieux de voir une idée *a priori* suivie avec autant d'ensemble, et jamais mise en doute : le mâle file peu, donc il n'a pas besoin d'organes fileurs. Je rappellerai pourtant ici le cas très connu des *Hersiliidæ*, Araignées Ecribellées, dont les filières sont très longues (presque la longueur du corps) et qui ne sont pas fileuses.

J'ai donc examiné un grand nombre de Cribellates mâles, jeunes et adultes et j'ai fait porter mes observations sur le mode de vie, la biologie des Araignées Cribellates aussi bien mâles que femelles.

Les Araignées examinées ont été mises très aimablement à ma disposition par M. E. SIMON dont la collection incomparable m'a été d'un grand secours, surtout pour les Araignées exotiques (4) et pour les types rares ou récemment décrits. Un exemplaire de *Cœnothele gregalis* mâle adulte m'a été communiqué au laboratoire d'Entomologie du *Museum d'Histoire Naturelle de Paris.* Les autres araignées proviennent de mes chasses aux environs de Paris et aux environs de Banyuls-sur-mer.

(1) L. KOCH 1871 *Die Arachniden Australiens* t. 1. p. 220.

(2) F. DAHL 1901 *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde, Berlin.*

(3) J. H. COMSTOCK 1912. *The Book of Spiders. New-York, Doubleday Page et C°.*

(4) Les araignées que M. E. SIMON eut la bonté de me communiquer sont indiquées sur la liste par un astérisque, l'exemplaire communiqué par le Muséum est marqué d'un double astérisque.

Je rappellerai très brièvement que la fécondation chez les Araignées est telle que le même mâle peut féconder plusieurs femelles, et que le plus souvent, il est errant ; mais, si généralement le nombre des mâles est inférieur à celui des femelles, il est des cas où il y a égalité entre les deux sexes, et le mâle vit sur une petite toile à côté de sa femelle. Les captures des mâles sont souvent aléatoires, aussi n'ai-je pu pour tous les genres et espèces examinés, me procurer, comme je l'aurais voulu, des spécimens à différents états de maturité. Je ne décrirai ici, à titre d'exemples, que quelques-unes des Araignées que j'ai observées et dont la liste vient ci-après. J'ai suivi l'ordre actuellement admis pour la Systématique des Cribellates (1) et je forme trois catégories suivant le plus ou moins de dimorphisme sexuel des organes cribellés chez les Araignées cribellates.

A. — Mâles ayant le *cribellum* et le *calamistrum* aussi développés que chez la femelle.

Famille des HYPOCHILIDÆ.

**Ectatosticta Davidi* E. SIMON ♀ et ♂ (Chine méridionale).

Famille des ULOBORIDÆ.

S. F. *Dinopinæ.*

**Dinopis bubo.* B. CAPELLO ♀ et ♂ (Congo).

**Menneus tetragnathoïdes* E. SIMON ♀ (Af. occidentale).

S. F. *Uloborinæ.*

Uloborus Walckenaerius LATREILLE ♀ ♂ (Banyuls-sur-mer).

Uloborus plumipes LUCAS ♀ ♂ (Banyuls-sur-mer).

S. F. *Miagrammopinæ.*

**Miagrammopes corticinus* E. SIMON ♀ (Venezuela).

**Hyptiotes paradoxus* C. KOCH ♀ ♂ (Europe).

S. F. *Æbutinæ.*

**Æbutina binotata* E. SIMON ♀ (Amazone).

Famille PSECHRIDÆ.

**Psechrus argentatus* DOLESCHALL ♀ ♂ (île d'Amboine).

**Fecenia ochracea* DOLESCHALL ♀ (île d'Amboine).

**Fecenia macilenta* E. SIMON ♂ (presqu'île de Malacca).

(1) Tous les dessins ont été faits à la chambre claire d'ABBE avec microscope binoculaire ZEISS, le papier tant sur la table. La pilosité des téguments n'a été que faiblement indiquée afin de conserver plus de netteté aux parties spécialement dessinées.

B. Mâles chez lesquels le *cribellum* et le *calamistrum* sont un peu moins développés que ceux des femelles.

Famille ZOROPSIDÆ.

**Acanthoctenus Gaujoni* E. SIMON ♀ ♂ (Equateur).
Zoropsis ocreata C. KOCH ♀ ♂ (France méridionale).

Famille DICTYNIDÆ.

Amaurobius ferox WALCKENAER ♀ (Haute-Savoie).
Amaurobius similis BLACKWALL ♂ ad. (Paris).
Amaurobius fenestralis STRŒM ♂ jeune (Alpes).
**Titanœca nivalis* E. SIMON ♀ ♂ (Europe).
**Titanœca albomaculata* LUCAS ♀ ♂ (Europe méridionale).
**Devade hirsutissima* E. SIMON ♀ ♂ (France méridionale).
**Lathys humilis* BLACKWALL ♀ ♂ (Europe).
Dictyna arundinacea L. ♀ ♂ (Banyuls-sur-mer).
Dictyna viridissina WALCKENAER ♀ ♂ (Banyuls-sur-mer).
**Cœnothele gregalis* E. SIMON ♀ (Mexique).
***Cœnothele gregalis* E. SIMON ♂ adulte (Mexique).
**Themacrys irrorata* E. SIMON ♀ (Natal. Afrique S. E.).
**Themacrys stolida* E. SIMON ♂ (Zululand).
**Phyxelida makapanensis* E. SIMON ♀ ♂ (grotte de Makapan au Transvaal).
**Hœmilla tanganensis* E. SIMON ♀ ♂ (grotte de Tanga).
**Hœmilla mirabilis* L. KOCH ♀ ♂ (Ethiopie méridionale).
**Myriopsis Backauseni* E. SIMON ♀ (Terre de Feu).

Famille ŒCOBIIDÆ.

Œcobius annulipes LUCAS ♀ ♂ (Banyuls-sur-mer).

C. — Mâles chez lesquels le *cribellum* et le *calamistrum* sont beaucoup moins différenciés que ceux des femelles.

Famille ERESIDÆ.

**Stegodyphus lineatus* LATREILLE ♀ ♂ (Espagne, Algérie).
Eresus niger PETAGNA ♀ ♂ (Banyuls-sur-mer).

Famille FILISTATIDÆ.

**Filistata insidiatrix* FORSKOL ♀ ♂ (Banyuls-sur-mer) (= *F. testacea* LATREILLE).

Je prendrai dans le premier groupe deux exemples celui des *Dinopinæ* et celui des *Uloborinæ* qui sont les plus différenciés au point de vue du *cribellum* et du *calamistrum* ainsi que par toute leur organisation générale.

La sous-famille des *Dinopinæ*, lors de mon étude sur les femelles,

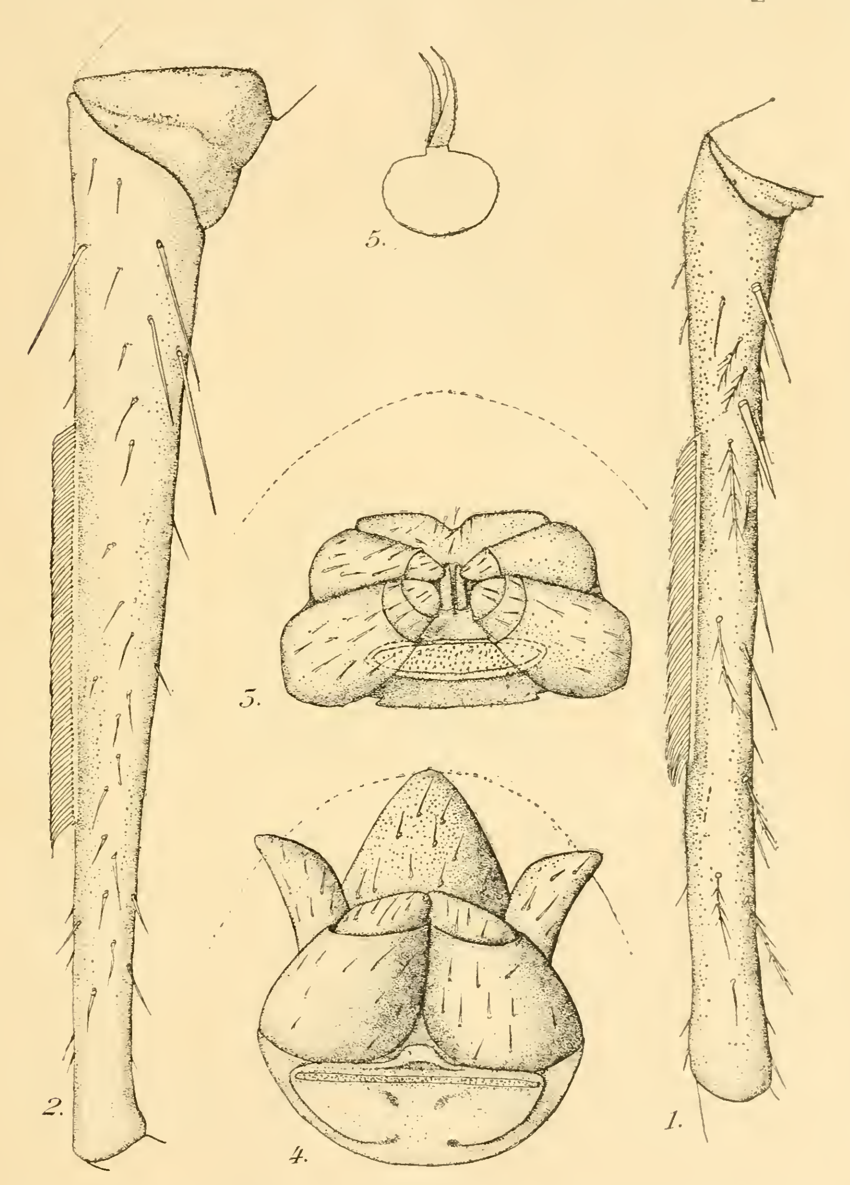


FIG. 1-5. *Dinopis bubo*. 1 ♀ métatarse et *calamistrum* gr. 23,5. — 2 ♂, métatarse et *calamistrum* gr. 35.— 3. ♀ filières et *cribellum* gr. 23 — 4. ♂ filières et *cribellum* gr. 35. — 5. ♀ coupe transversale du métatarse gr. 50.

m'avait montré des caractères particuliers que je rappelle brièvement : grand développement du *cribellum* avec une large surface indivise garnie de fusules très nombreuses ; le *calamistrum* s'étendant sur une grande partie du métatarse, à partir de la base ; la surface d'insertion des poils du calamistrum large, nette, chacun de ces poils étant très fins à l'extrémité, mais très élargi et aplati à la base. Or, les mâles étudiés depuis

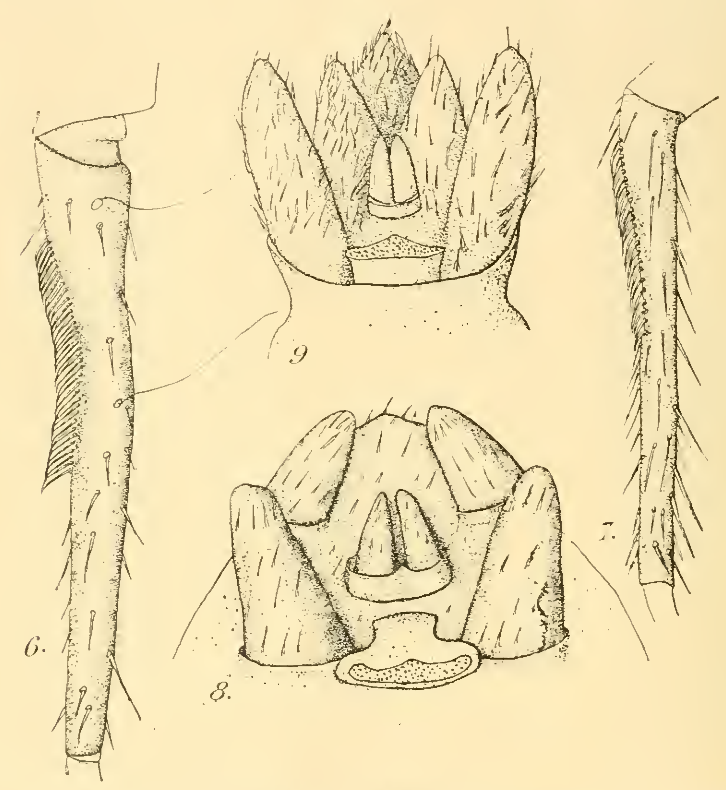


FIG. 6-9. *Uloborus Walckenaerius*. 6. ♀ métatarse et *calamistrum*. gr. 52. — 7. ♂ métatarse et *calamistrum* gr. 50. — 8. ♀ filières et *cribellum* gr. 52 — 9. ♂ filières et *cribellum*. gr. 50.

présentent les mêmes caractères : le *cribellum* indivis est aussi développé, le *calamistrum* aussi long que ceux des femelles.

Dinopis bubo ♂ a le *calamistrum* formé des mêmes poils spéciaux à la sous-famille des *Dinopinæ* (environ un tiers de la longueur totale du métatarse (fig. 1 et 2). Je donne figure 5 la coupe du métatarse montrant la forme spéciale des poils chez les *Dinopis*.

Le *cribellum* a été dessiné un peu plus de profil que celui de la femelle, les proportions sont les mêmes : longueur de la surface cribellée chez le

mâle 1 mm. longueur chez la femelle 1 mm. 03 (fig. 4 et 5). J'attire l'attention sur la disposition représentée sur le dessin 4 ; le *cribellum* n'est pas immobile, mais est susceptible de se soulever, de se replier, comme sur une charnière, une membrane blanche, mince, souple lui sert d'articulation ; et sous le microscope avec une aiguille, il m'a été possible de placer le *cribellum* du mâle (fig. 4) dans la position de celui de la femelle (fig. 3). J'avais pu constater sur d'autres araignées cribellates indigènes, des *Amaurobius*, les mêmes mouvements exécutés volontairement par l'animal vivant.

D'après les auteurs qui ont pu observer les *Dinopis*, ces Araignées sont grandes fileuses et parmi les Cribellates ce sont elles qui présentent dans les deux sexes et au même degré le développement le plus remarquable du *cribellum* et du *calamistrum*.

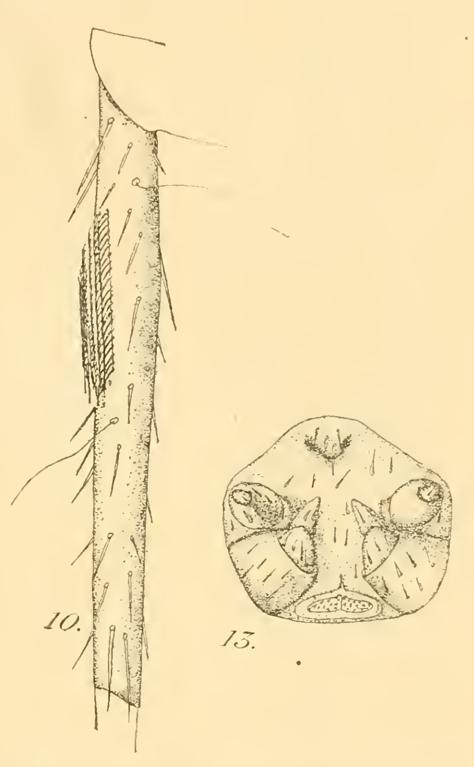


FIG. 10 et 13. *Zoropsis ocreata* ♀. — 10. métatarse et *calamistrum* gr. 35. — 13. filières et *cribellum* gr. 23.

Chez les *Uloboridæ* les mêmes faits se reproduisent : *Uloborus Walckenaerius* femelle montre une remarquable incurvation du métatarse postérieur, et une brosse, un peigne de poils solidement implantés, fortement recourbés ; l'impression qui se dégage en l'examinant est celle que produirait la vue d'un outil robuste (fig. 6); chez le mâle (fig. 7) l'incurvation du métatarse est un peu moins forte et sa robustesse plus faible, mais à part cela l'ensemble est tout à fait comparable. Longueur du métatarse chez le mâle 1 mm. 47, longueur du *calamistrum* 0 mm. 053 (1).

Le *cribellum* de la femelle n'offre qu'une seule aire renflée en sa partie médiane et arrondie aux deux extrémités (fig. 8). Chez le mâle (fig. 9),

(1) Les longueurs indiquées sont aussi exactes que possible, néanmoins, elles n'ont d'autre but que de donner un ordre de grandeur approximatif.

l'aspect est le même, mais le développement un peu moindre. Longueur de la surface cribellée chez le mâle 0 mm. 27. Longueur chez la femelle 0 mm. 32.

Les *Uloborus* font de grandes toiles orbiculaires régulières ; à Banyuls-sur-mer, j'en ai trouvé ayant tissé leur toile entre des feuilles d'Agave et se tenant au centre de cette toile, les deux paires de pattes antérieures allongées en avant, les deux paires postérieures étendues en arrière, les rayons de la toile étaient très visiblement calamistrés.

FIG. 11, 12, 14. *Zoropsis ocreata* ♂. 11 métatarse et *calamistrum* gr. 13. — 12 détail. — 14. filières et *cribellum* gr. 35.

FIG. 15. *Zoropsis ocreata* ♀. Toile. gr. 50.

Dans le deuxième groupe où le mâle offre un développement moindre des organes cribellés que la femelle, je prendrai mes exemples parmi les *Zoropsidæ* et les *Dyctinidæ*.

Le *Zoropsis ocreata* femelle est caractérisée par un *calamistrum* formé d'un grand nombre de poils en séries occupant une aire ovalaire (fig. 10), les poils sont courbés au sommet et à part leur curieux groupement sur

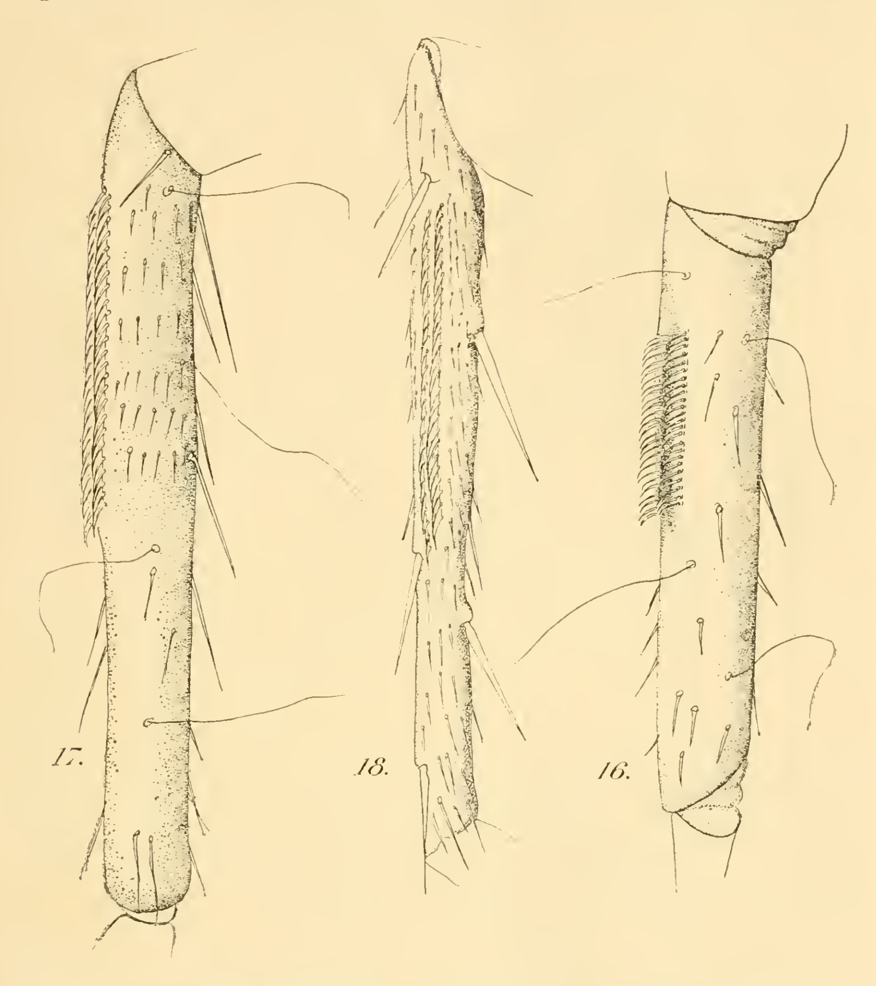


FIG. 16-18. *Amaurobius*. 16. *A. ferox* ♀ métatarse et *calamistrum* gr. 35. — 17. *A. fenestralis* ♂ jeune, métatarse et *calamistrum* gr. 52. — 18. *A. similis* ♂ adulte métatarse et *calamistrum*. gr. 35.

la partie basale de l'article (fig. 10), ils n'offrent rien d'anormal ; chez le mâle de *Zoropsis ocreata* le *calamistrum* (fig. 11, 12) est moins fourni, ses poils sont moins serrés, mais ils occupent la même position sur le métatarse où leur insertion se voit très nettement, même si ces poils sont tombés, ce qui arrive fréquemment lorsque la capture de l'Araignée n'a pas été faite avec soin.

Le *cribellum* du *Zoropsis* femelle est petit, formé de deux aires assez rapprochées l'une de l'autre (fig. 13), chez le mâle la surface cribellée est moindre, l'espace dépourvu de poils qui sépare les deux plages cribellées est plus large (fig. 14). Les Zoropsis sont de bonnes fileuses, elles vivent sous les pierres ou sous les écorces et leur toile épaisse (fig. 15) ressemble à celle des *Amaurobius*. Passons aux *Dictynidæ*, famille très nombreuse dont il est aisé d'avoir et d'observer autant d'exemplaires que l'on désire.

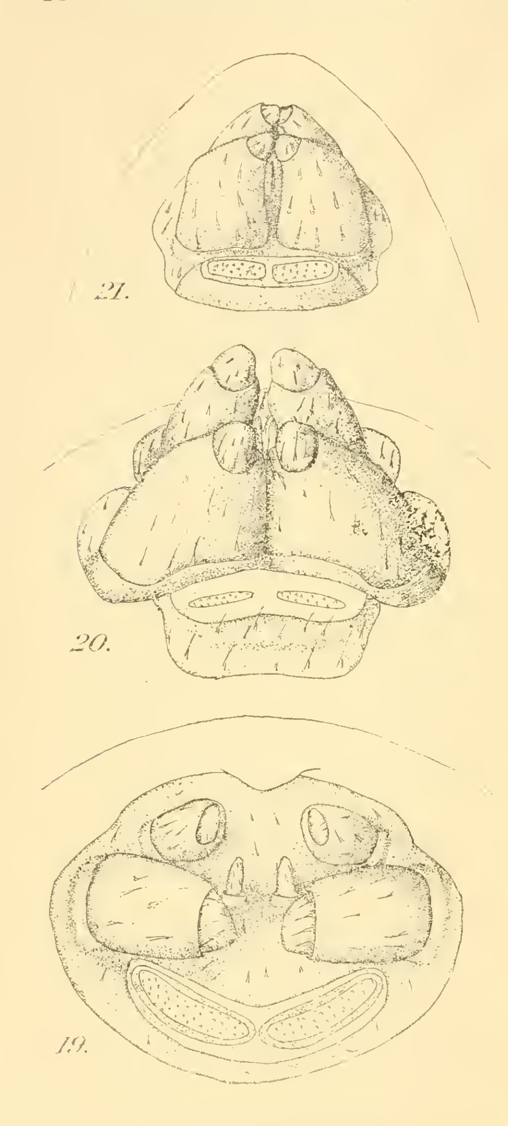


FIG. 19-21. *A. ferox* ♀ filières et *cribellum* gr. 35. — 20. *A. fenestralis* ♂ jeune, filières et *cribellum* gr. 50. 21. *A. similis* ♂ adulte filières et *cribellum* gr. 52.

Amaurobius ferox femelle adulte a un *calamistrum* (fig. 16) formé par deux rangées de poils courbés séparées par une gouttière glabre, il occupe la partie supérieure du métatarse ; j'ai pris un mâle d'*Amaurobius fenestralis* non adulte, un mâle jeune d'*A. similis* et voici quel est le *calamistrum* d'*A. fenestralis* : deux rangées de poils bien nettement courbés, un peu plus minces que ceux de la femelle séparés par un espace glabre mais non creusé en gouttière comme celui de la femelle (fig. 17). A côté du *calamistrum*, j'ai remarqué la présence d'une série de poils fins, couchés sur le tégument presque sériés en files longitudinales et nettement différents des poils du tégument voisins et des poils du *calamistrum*. J'ai examiné des mâles adultes des deux espèces précitées, ils m'ont

présenté les mêmes caractères, sans aucune réduction du *calamistrum*. L'*A. similis* mâle adulte (fig. 18) offre deux rangées de poils calamistrés, absence de rainure, présence de petits poils couchés sur le tégument ; longueur du métatarse chez *A. similis* mâle 3 mm. 3, longueur du *calamistrum* 1 mm. 3.

Le *cribellum* de l'*A. ferox* femelle (fig. 19) montre deux aires larges, ovalaires, bien séparées l'une de l'autre, chez le jeune mâle de l'*A. fenestralis* (fig. 20) développement un peu moindre, les aires cribellées sont subrectangulaires, les angles arrondis ; les fusules ont le même aspect que chez l'*A. ferox* femelle ; le mâle adulte *A. fenestralis* et *A. similis* (fig. 21) présente la réduction de la surface cribellée, l'espace occupé par les fusules est restreint, mais l'ensemble du *cribellum* est analogue à celui de la femelle.

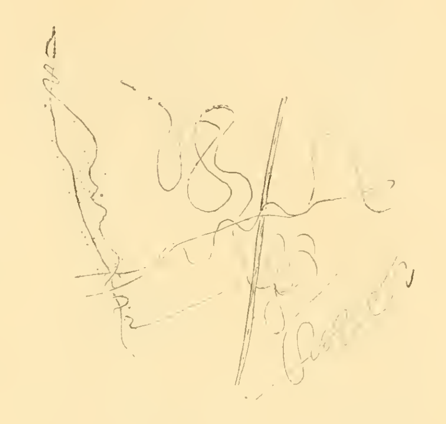


FIG. 22. *Amaurobius similis* ♂ adulte toile. gr. 50.

Les *Amaurobius* vivent soit sous les pierres, soit dans les anfractuosités des murs, derrière les vieilles branches de lierre etc., où leur toile bleuâtre se fait remarquer au premier coup d'œil ; ils font un très large usage de leurs filières.

Le mâle adulte qui, dans certaines espèces au moment de l'accouplement est errant se sert beaucoup moins de ses filières et de son *cribellum*, il est tout naturel que ce dernier organe soit moins développé chez lui que chez la femelle toujours sédentaire. Pourtant les *Amaurobius Erberi* mâle et femelle vivent côte à côte, le mâle tisse une petite toile contre celle de sa femelle.

Un mâle adulte d'*Amaurobius similis* a filé dans un cristallisoir où je l'avais mis en observation ; les proies jetées sur la toile s'y engluent peu ; et l'examen de la toile, à l'état frais, observée entre lame et lamelle au microscope, montre de gros fils épais non cribellés, et des fils cribellés minces très réfringents, un de ces fils est enroulé en spirale plus ou moins lâche, tortillé, bouclé ; l'autre, rectiligne, sert comme d'axe à la spire, j'ai remarqué fort peu de mucus englobant ces fils cribellés (fig. 22).

Les *Dyctina* s'il s'agit, par exemple, de la *Dyctina viridissima* aiment tendre leurs fils au-dessous des feuilles soit de lierre, soit de plantes

herbacées, la *D. arundinacea* fréquente de préférence les roseaux et les herbes croissant à l'humidité, la *D. civica* préfère le voisinage des maisons, leur toile très irrégulière chez les deux premières espèces, avec tendance à la régularité chez la dernière est très calamistrée, mais difficile à observer dans toute sa fraîcheur car, les poussières, les particules sableuses de toutes sortes etc., ont vite fait de s'y coller, l'ensemble est sale, gris, poussiéreux. Le *calamistrum* de *D. viridissima* femelle (fig. 23) est très développé (longueur de l'article 1 mm., longueur du calamistrum 0 mm. 7.

Les poils sont forts et courbés, celui du mâle adulte (fig. 2, 4) est net (longueur de l'article 0 mm. 71, longueur du *calamistrum* 0 mm. 42).

Il n'y a pas de différence appréciable avec celui de la femelle.

Fig. 23-26. *Dyctina viridissima.* — 23. ♀ métatarse et *calamistrum* gr. 52. — 24. ♂ métatarse et *calamistrum,* — 25. ♀ filières et *cribellum* gr. 52. — 26. ♂ filières et *cribellum* gr. 50.
Fig. 27-30. *Cœnothele gregalis.* — 27. ♀ métatarse et *calamistrum* gr. 52. — 28 ♂ métatarse et *calamistrum* gr. 50. — 29. ♀ filières et *cribellum* gr. 50. — 30. ♂ filières et *cribellum* gr. 50.

Le *cribellum* de *D. viridissima* femelle (fig. 25) est formé de deux aires assez grandes, chez le mâle (fig. 26) ces aires sont réduites, sans pourtant présenter aucune apparence d'atrophie fonctionnelle. Je n'ai pas observé

en captivité le mâle de *D. viridissima*, mais par comparaison avec le mâle *d'Eresus niger* (que je décrirai plus loin) le mâle de *D. viridissima* a des organes cribellés beaucoup plus développés.

Je tiens à montrer que chez le *Cœnothele gregalis* mâle le développement du *cribellum* et du *calamistrum* est en rapport avec la fonction. M. Diguet rapporte que les *Cœnothelæ* vivent par groupes très nombreux et qu'ils filent des toiles énormes, couvrant des buissons entiers. Chez la femelle le *calamistrum* (fig. 27) occupe presque tout le métatarse, qui est très arqué longueur du métatarse 1 mm. 33, longueur du *calamistrum* 0 mm. 6, les poils sont robustes, très courbés. Le mâle (fig. 28) montre un métatarse moins arqué, un *calamistrum* comparable à celui de la femelle pour le développement et la force des poils (longueur du métatarse 0 mm. 9, longueur du *calamistrum* 0 mm. 4).

Le *cribellum* de la femelle (fig. 29) comparé à celui du mâle (fig. 30) présente un peu plus de largeur, et à peu près la même longueur (0 mm. 3 pour 0 mm. 35).

L'observation biologique de ces Cribellates est donc bien d'accord avec l'observation morphologique des organes fileurs.

Dans le troisième groupe, je prendrai un exemple chez les *Filistatidæ* et un chez les *Eresidæ*.

La famille des *Filistatidæ* ne renferme que le seul genre *Filistata*, j'ai étudié les deux sexes de *F. insidiatrix* Forskol et la femelle de *F. capitata* Hentz. Je ne parlerai ici que de la première espèce très comparable à la seconde. Le *calamistrum* de la femelle est très court formé d'un petit nombre de poils forts, robustes, logés au-dessus d'une dépression tout à fait à la partie basale du métatarse (fig. 31) ; le mâle adulte présente des caractères différentiels, de même ordre que ceux de l'*Amaurobius* mâle par rapport à l'*Amaurobius* femelle, son métatarse n'offre plus de cupule, mais est parfaitement convexe sur toutes ses parties (fig. 32) : son *calamistrum* comme celui de la femelle est situé à la partie basale de l'article, les poils sont bien moins forts, et disposés en deux rangées, l'une un peu plus vigoureuse que l'autre. Le *cribellum* de la femelle formé de deux aires bien séparées (fig. 34) se retrouve très comparable chez le mâle (fig. 35) avec moins de développement. Les filières inférieures du mâle présentent sur leur face interne une raquette de gros poils, je ne sais à quoi répond cette disposition ; j'ai retrouvé le même caractère chez le mâle d'*Œcobius annulipes* et chez celui du *Stegodyphus lineatus*. Cela peut être un appareil de protection pour les filières inférieures, en tous cas

ces gros crins sont tout à fait libres et n'ont pas de connexion avec le *cribellum*.

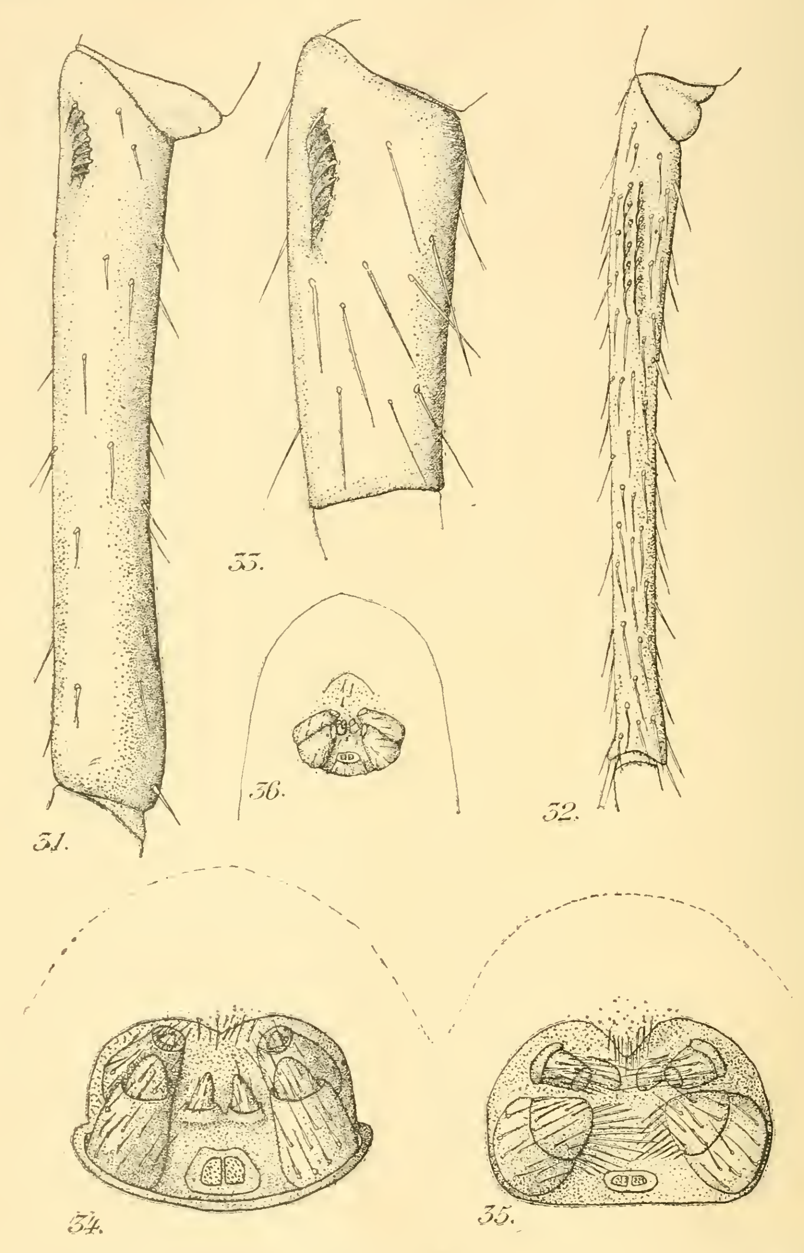


FIG. 31-36. *Filistata insidiatrix*. — 31. ♀, métatarse et *calamistrum*, gr. 35. — 32. ♂ métatarse et *calamistrum* gr. 23. — 33. jeune âgé de 15 jours gr. 110. — 34. ♀ filières et *cribellum* gr. 35. — 35. ♂ filières et *cribellum* gr. 50. — 36. jeune, âgé de 15 jours filières et *cribellum* gr. 50

Les *Filistata* vivent sous des pierres, ou sous des écorces de chêne-liège, elles sont extrêmement sédentaires et j'ai pu en conserver, vivantes depuis plus d'une année, encore en très bon état actuellement. M. L. Berland m'apporta de Banyuls-sur-mer une femelle de *Filistata insidiatrix* qu'il avait capturée en décembre 1911, une autre en avril 1912, il avait obtenu l'accouplement de la première *Filistata* capturée en la mettant en présence du mâle (décembre 1911) et me la confia ensuite. En juin 1912, cette femelle fit son cocon ; je la nourris copieusement et à fin octobre 1912, les petits sortirent du cocon. Ils étaient peu nombreux, mais en bon état et le sont encore d'ailleurs aujourd'hui (31 janvier 1913). L'examen d'une des jeunes *Filistata* âgée de moins de deux semaines, n'ayant subi d'autre mue que celle faite au moment de sa sortie du cocon m'a montré sur le métatarse postérieur un *calamistrum* très net et très bien formé (fig. 33). Actuellement, sur une Araignée très jeune et même beaucoup plus tard jusqu'aux dernières mues, avant la maturité sexuelle du mâle dont le bulbe génital est très simple, peu volumineux, on ne peut distinguer le sexe. Je ne sais donc pas si les jeunes que j'ai observés sont des mâles ou des femelles, je constate simplement la présence d'un *calamistrum* aussi développé relativement que chez l'adulte. Le métatarse de la très jeune *Filistata* est gros, court (longueur 0 mm. 4) le *calamistrum* occupe 0 mm. 12. Or, sur l'adulte, la longueur de l'article est de 3 mm., la longueur du *calamistrum* de 0 mm. 34. Au moment de la naissance l'organe est formé d'emblée, il ne subira plus ensuite pendant la vie de l'Araignée qu'un accroissement de taille.

Or, les *Filistata* sont regardées comme des formes régressives, c'est pourquoi j'insiste sur ce fait : avant qu'il soit possible de discerner le sexe, la *Filistata* a un *calamistrum* égal à celui de l'adulte. De même pour le *cribellum*, qui est très petit et très net (fig. 36).

Le mâle adulte de *F. insidiatrix*, conservé après l'accouplement, n'a pas filé du tout et est mort peu après, refusant les proies offertes que la femelle acceptait très volontiers (1).

La toile de *Filistata insidiatrix* femelle (fig. 37) est l'une des plus largement cribellées que je connaisse : aspect floconneux, couleur bleuâtre, les proies s'y engluent très facilement.

L'observation microscopique montre les gros fils non agglutinants et les très fins fils cribellés très blancs, réfringents, les uns rectilignes jouant

(1) Les dessins de *F. insidiatrix* ♂ ont été faits sur l'animal vivant. Les exemplaires conservés dans l'alcool sont beaucoup moins nets, le *calamistrum* en particulier est difficile à bien observer.

le rôle d'axe pour ceux qui sont enroulés en spirale. Ces fils cribellés sont beaucoup plus fins que les autres fils; à l'œil nu, ils semblent très épais parce qu'ils sont noyés dans une masse mucilagineuse bleuâtre, qui, je pense, forme la partie agglutinante des fils cribellés : lorsque ce mucus existe comme chez la *Filistata* femelle, la *Zoropsis* femelle, la toile accroche facilement les proies, lorsqu'il y en a peu, cas de l'*Amaurobius* mâle, les proies s'y engluent moins aisément et nous verrons pour l'*Eresus niger* mâle que les captures ne se collent pas du tout à la toile. Ceci nous amène à examiner la famille des *Eresidæ* qui rentre avec les *Filistatidæ* dans la troisième section dont j'ai parlé plus haut.



Fig. 37. *Filistata insidiatrix* ♂. Toile, gr. 50.

Les différences entre le *calamistrum* et le *cribellum* du mâle et de la femelle y sont en effet beaucoup plus prononcées que dans les autres familles de Cribellates.

Je ne donnerai ici, comme exemple, que celui de l'*Eresus niger* femelle et mâle. La femelle a le *calamistrum* (fig. 38) assez long situé à la partie distale du métatarse, formé de poils fins et courbés ; chez le mâle adulte (fig. 39) le *calamistrum* est difficile à voir au milieu de la pubescence touffue du métatarse, de plus, la couleur noire des téguments et des poils en rend la recherche très délicate ; j'ai examiné tous les exemplaires que j'ai recueillis et ceux que M. E. Simon me prêta avec tant d'obligeance, et ce n'est guère que sur deux d'entre eux que j'ai réussi à voir le *calamistrum*. Le *cribellum* de la femelle est large, formé de deux aires bien séparées (fig. 40), celui du mâle adulte (fig. 41) a deux aires petites où les fusules sont minuscules. La femelle tisse sous les pierres une toile épaisse et

solide où elle se tient, le mâle est errant au moment de l'accouplement, j'en ai capturé un à Banyuls-sur-mer au printemps, un autre dans les environs de Paris dans la deuxième quinzaine de septembre. Actuelle-

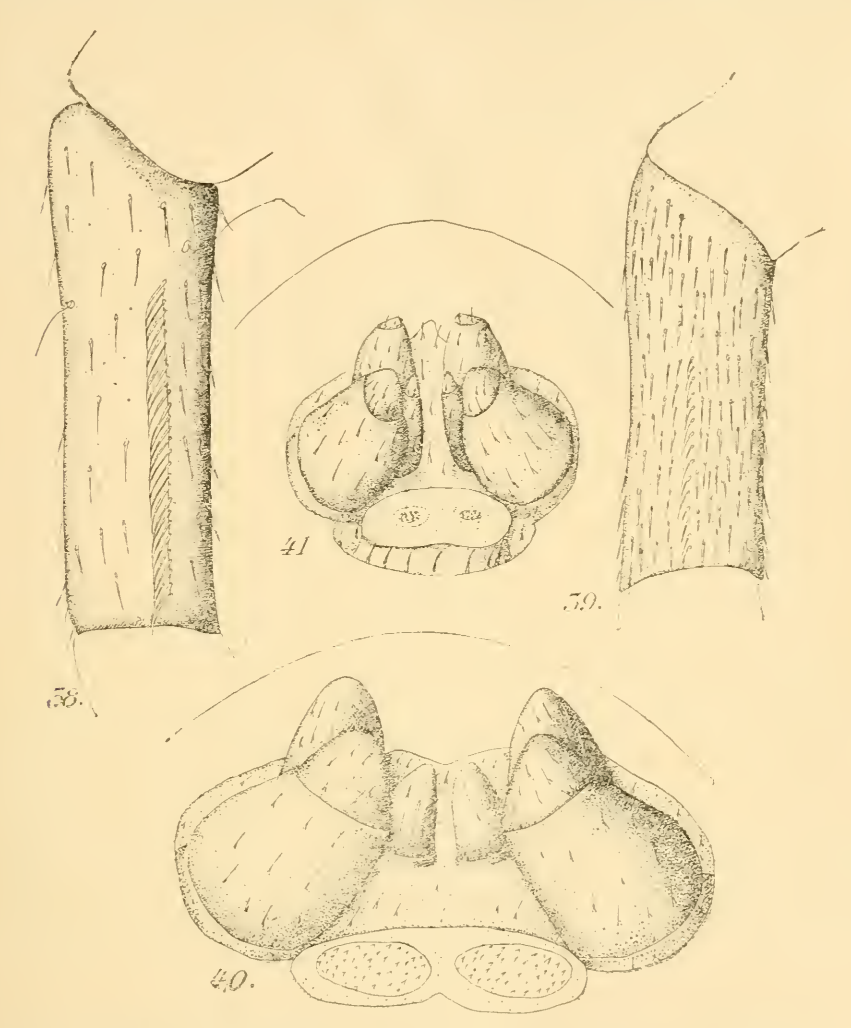


FIG. 38-41. *Eresus niger*. — 38. ♀ métatarse et *calamistrum* gr. 35. — 39. ♂ métatarse et *calamistrum* gr. 35. — 40.— Filières et *cribellum* gr. 35. — 41.— Filières et *cribellum* gr. 50.

ment (28 décembre 1912), je possède un mâle d'*Eresus niger* capturé le 20 mai 1912 (Banyuls-sur-mer) ; il a filé, dans le cristallisoir où je le tiens en captivité, une petite toile. Celle-ci ne paraît aucunement cribellée à l'œil nu, elle n'a pas l'aspect bleuâtre des autres toiles cribellées, les proies jetées n'y sont pas retenues, j'ai prélevé un fragment de sa toile, et je

l'ai examiné au microscope (fig. 42); voici ce que j'ai remarqué : Présence des gros fils non collants, et des fils cribellés, fils rectilignes et des fils spiralés en petite quantité autour de ces derniers, enfin pas de masse mucilagineuse enrobant la masse des fils bouclés. Ceci me paraît en rapport avec l'absence de coloration bleuâtre de la toile et avec ce fait que les proies se promènent en toute sécurité sur la toile de l'*Eresus niger* mâle, celui-ci les capture au hasard de la rencontre, lorsqu'il les trouve sur son passage.



Fig. 42. *Eresus niger* ♂ adulte. Toile. gr. 50.

J'aurais pu démontrer à l'aide de dessins faits d'après tous les Cribellates citées dans ma liste des faits semblables avec quelques variations, mais je me suis bornée aujourd'hui à citer seulement quelques exemples nécessaires pour établir les points suivants :

I. Tous les mâles d'Araignées Cribellates ont aussi bien que les femelles un *cribellum* et un *calamistrum*.

II. Les jeunes mâles (reconnaissables en tant que mâles) ont un *cribellum* et un *calamistrum* aussi développés que les mâles adultes.

III. Le développement de ces organes chez le mâle et chez la femelle est en corrélation avec leur utilisation. Bien développés chez les bonnes fileuses, moins chez les mâles. Ceux-ci, d'une façon générale, ne filent pas autant que les femelles, et leurs organes sont moins développés. Je ferai remarquer que tous les Cribellates examinés et tous les Cribellates connus sont sédentaires. On n'en connaît aucun dont les mœurs puissent être comparées à celles des *Lycosidæ* et des *Salticidæ* dans la série des Araignées Ecribellées.

Le *cribellum* considéré par beaucoup d'auteurs (1), Montgomery 1909, en particulier, comme une quatrième paire de filières, représente-t-il une différenciation spéciale, en rapport avec la vie uniquement sédentaire, en existe-t-il des traces chez d'autres Araignées où il n'aurait pas encore été remarqué ? Peut-être. Et si ces traces sont encore visibles, il faut les

(1) Montgomery Th. 1909, on the spinnerets, cribellum colulus, trachae and lung books of Araneids. (*Philadelphia Proc. Acad. Nat. Sc.*, 61, 1905, pp. 295, 320).

chercher parmi les représentants d'une famille ayant les mêmes mœurs, la même biologie que les Araignées Cribellates. C'est ce côté de la question que je commence à étudier.

Travail fait au Laboratoire d'Anatomie comparée, Sorbonne, Paris.

V

PLANAIRES DES BROMÉLIACÉES DE COSTA-RICA RECUEILLIES par Mr C. PICADO

(DEUXIÈME NOTE)

PAR

P. DE BEAUCHAMP

Préparateur à la Faculté des Sciences de Paris.

Reçu le 1er Février 1913.

L'étude d'un second lot du matériel recueilli par M. Picado dans l'intéressant milieu biologique dont il a entrepris l'étude me fournit deux nouvelles espèces à ajouter à celles que j'ai décrites en **1912** ; l'une appartient comme les précédentes aux Triclades terrestres, l'autre, aux Rhabdocœles.

Ce lot renfermait également de nombreux individus, de provenance diverse, de *Rhynchodemus bromelicola* de Beauchamp, appartenant aux différentes variétés de couleur que j'ai décrites ; un individu adulte de *Geoplana Picadoi* de B. (Cartago, 1.500 m., octobre), conforme à ma description ; trois individus non sexués d'une *Geoplana* ayant à peu près la même longueur, et la même couleur que *G. Picadoi*, mais de largeur presque moitié moindre : il s'agit probablement d'individus jeunes de la même espèce. Deux d'entre eux, par la netteté avec laquelle se détachait au milieu du dos une bande longitudinale plus claire, avaient une certaine ressemblance avec *G. Metzi* von Graff et *G. Maximiliani* Fr. Müller du Brésil, espèces dont l'appareil génital n'est pas connu (même provenance que le précédent) ; — enfin, une jeune *Geoplana* de forme trapue (13 × 4 mm.) se distinguant des précédentes par l'existence tout

autour de la face dorsale d'un liseré blanc jaunâtre et surtout par la disposition des yeux qui forment deux amas assez larges au sommet de la tête et de là s'étendent en deux ou trois rangs très irréguliers *jusqu'à l'extrémité inférieure*. La bouche est située *au-dessus* de la moitié du corps. Malheureusement l'appareil génital était rudimentaire. (Orosi, 1.300 m. janvier).

Rhynchodemus costaricensis n. sp.

Ce petit *Rhynchodemus*, dont je n'ai eu entre les mains que deux individus provenant également de Cartago et d'Orosi, est, par son appareil copulateur, totalement différent de *Rh. bromelicola* décrit par moi. Tandis que celui-ci est le moins différencié des *Rhynchodemus* connus, par l'absence totale d'un utérus et d'un pénis même ébauché, l'espèce actuelle nous montre l'un et l'autre avec un haut degré de complication qui la place au niveau de *Rh. Scharffi* décrit par von Graff dans sa grande monographie. Il est d'ailleurs très voisin de cette espèce, qui a été trouvée une seule fois dans une serre en Irlande et devra peut-être un jour en être considéré comme une sous-espèce géographique. Mais toute considération à ce sujet serait prématurée tant qu'on n'aura pas fixé par de nouvelles récoltes la répartition de *Rh. Scharffi* dont l'indigénat en Irlande est probable d'après les commémoratifs rapportés par von Graff mais non certain, et celle de l'espèce actuelle, tant aussi qu'on ne connaîtra point l'anatomie des espèces plus ou moins voisines par l'aspect extérieur et l'habitat.

En effet d'après les caractères externes il serait assez difficile de distinguer sûrement *Rh. costaricensis* non seulement de *Rh. Scharffi*, mais de *Rh. stenopus*, *Blainvillei* et *pellucidus* décrits par von Graff de l'Amérique du Sud et dont, en l'absence de toute donnée sur l'appareil copulateur, l'identification sûre sera ultérieurement à peu près impossible. La taille est de 10-12 mm. (de mes échantillons l'un n'était pas sexué, l'autre ne paraissait point arrivé à maturité tout à fait complète, car je n'ai pu distinguer l'orifice génital externe même après éclaircissement). La forme est grêle (0,7-0,8 mm. seulement de diamètre) régulièrement effilée aux deux bouts, la section cylindrique sauf à l'extrémité supérieure, fortement aplatie et carénée latéralement par la présence des crêtes sensorielles qui se prolongent au-dessous des yeux de près de trois fois la distance qui sépare ceux-ci du bout céphalique. La teinte est d'un brun fauve assez clair (non franchement jaune comme dans

Rh. Scharffi), très uniforme ; la sole pédieuse étroite et d'un blanc jaunâtre, allant d'un bout du corps à l'autre, tranche nettement sur elle. La bouche est un peu en dessous du milieu (dans *Rh. Scharffi*, elle est reportée jusque dans le quart inférieur).

Le pénis est un peu plus allongé que dans l'espèce de von Graff, et nettement divisé en une partie basale presque cylindrique et une partie distale effilée en pointe, la première étant caractérisée par l'énorme développement de la musculature circulaire qui entoure le canal éjaculateur. Le détail de la disposition des couches n'est pas le même que dans *Rh. Scharffi*; il n'existe de couche longitudinale ni à la périphérie de la masse des fibres circulaires, ni dans le parenchyme traversé par quelques fibres radiaires qui l'entoure ; par contre, il en existe une, formée d'un seul rang de fibres, tout à fait à la périphérie, sous la couche circulaire également très mince qui double l'épithélium. Le canal lui-même, qui n'a pas de renflement individualisé, est revêtu d'un épithélium sécréteur, très basophile, formant des crêtes longitudinales qui donnent à sa coupe une section étoilée. Sa base est entourée de fibres éparses, assez lâches, qui constituent le bulbe du pénis, traversé par les deux canaux déférents eux-mêmes entourés sur une certaine longueur d'une couche de muscles circulaires puissante. Dans la pointe du pénis le canal éjaculateur est beaucoup plus mince et la musculature annulaire perd rapidement son épaisseur. L'épithélium externe ne s'épaissit pas à ce niveau.

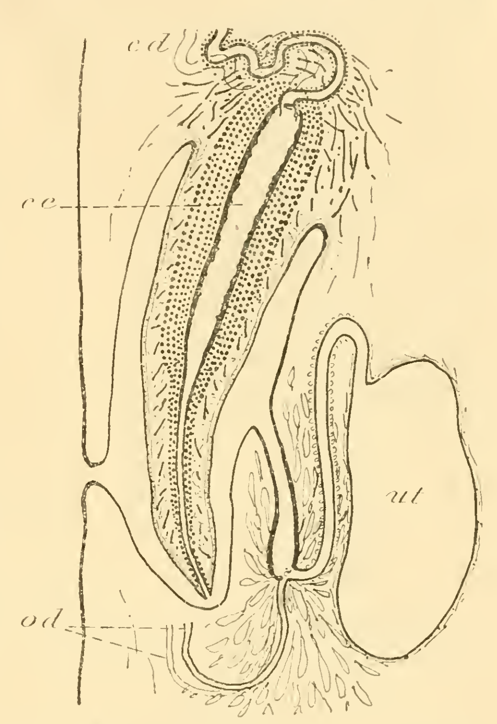


Fig. 1. *Rhynchodemus costaricensis* n. sp. Coupe sagittale schématique de l'appareil copulateur ; *cd*, canaux déférents ; *ce*, canal éjaculateur ; *od*, oviductes ; *ut*, utérus

L'atrium commun, non divisé en deux parties, est, comme la surface du pénis, revêtu d'un épithélium extrêmement mince qui n'acquiert une certaine épaisseur que dans les culs-de-sac situés à la base de celui-ci.

Cet épithélium plus haut se prolonge dans le vagin qui en naît dorsalement, se dirige vers le bas et se renfle pour recevoir les oviductes, le canal utérin et les conduits des nombreuses glandes qui entourent tous ces organes et se prolongent vers le bas beaucoup plus que les limites de la figure. Le canal utérin, lui, remonte vers le haut parallèlement à la paroi de l'atrium, puis se recourbe à nouveau pour aboutir dans l'utérus situé dorsalement à lui. Cette double courbe est encore un bon caractère de l'espèce par rapport à *Rh. Scharffi* ; je puis également affirmer que, contrairement à la description de VON GRAFF, sa structure est la même que celle des oviductes (sauf tout à fait à son point d'abouchement dans l'utérus), c'est-à-dire que son épithélium, bien développé, est cilié, et qu'il ne possède point de musculature (mais par contre un mince manchon glandulaire). L'utérus lui-même est entouré d'un réseau unistratifié de fibres musculaires de direction diverse. Sur mon échantillon il était complètement obstrué de cellules en continuité avec le très haut épithélium qui le revêt : évidemment sa lumière ne se produit qu'au moment de la maturité complète par fonte cellulaire centrale. Il n'existe pour ainsi dire pas de musculature commune à tout l'ensemble ou propre aux parois de l'atrium.

Prorhynchus metameroides n. sp.

ET QUELQUES RÉFLEXIONS MORPHOGÉNIQUES A SON SUJET.

Je ferai connaître enfin un Rhabdocœle de la même faune qui, par la forme régulièrement pennée de l'intestin et de l'ovaire, au moins ébauchée d'ailleurs dans des espèces déjà connues du genre, se prête à des considérations intéressantes. Ma description sera sommaire au point de vue de l'anatomie fine, les matériaux que j'ai eus entre les mains, bien que fixés histologiquement, ayant été l'objet d'une conservation défectueuse. J'espère obtenir ultérieurement d'autres échantillons qui me permettront l'étude de particularités histologiques mal connues dans les autres espèces du genre.

J'ai eu entre les mains sept individus fixés de *Pr. metameroides*, dont le plus grand mesurait 1 mm 650 de long sur 0,420 de large et le plus petit (dont l'ovaire était à peine développé), 0,670 × 0,230. La forme générale (fig. 2) est sensiblement celle de *Pr. hygrophilus* décrit en détail par VEJDOVSKY (1895) et avec lequel sont ses principales affinités : bords à peu près parallèles, extrémité supérieure cordiforme par la présence à son sommet de la dépression buccale (*b*); celle-ci la sépare en deux lobes

qu'il serait abusif de qualifier d'oreillettes comme dans *Pr. sphyrocephalus* (de Man) et d'autres espèces où ils sont allongés et divergents. Comme dans *Pr. hygrophilus* la ciliation, très courte, est limitée à la face ventrale (fig. 3) qui, par contre, est dépourvue sauf à ses deux extrémités des glandes nombreuses sur la dorsale (*gc*). Ces glandes sont allongées et enfoncées dans le parenchyme, flexueuses et remplies de petits grains intensément sidérophiles. On en trouve, par place, d'autres, plus grandes, plus profondes dans le parenchyme et prenant le lichtgrun. Dans la couche épidermique, je n'ai pu, non plus qu'aucun des auteurs qui se sont occupés du genre, distinguer de noyaux (caractère qui sera intéressant à approfondir, car il semble un acheminement vers la constitution du tégument chez les Platodes parasites), ni de rhabdites qui paraissent aussi manquer ou être très clairsemés dans les autres espèces. Il n'existe ni touffes latérales de soies comme dans *Pr. hygrophilus,* ni fossettes ciliées sur la tête comme dans *Pr. fontinalis* Vejd. et *Pr. putealis* Haswell. La musculature rappelle la description de VEJDOVSKY pour la première espèce : muscles longitudinaux très développés sur la face ventrale (*ml*), beaucoup plus faibles et moins nets sur la dorsale où je n'ai pu préciser s'il existe aussi des muscles circulaires. Enfin de grands muscles dorso-ventraux à intervalles réguliers sur lesquels nous reviendrons (*mdv*).

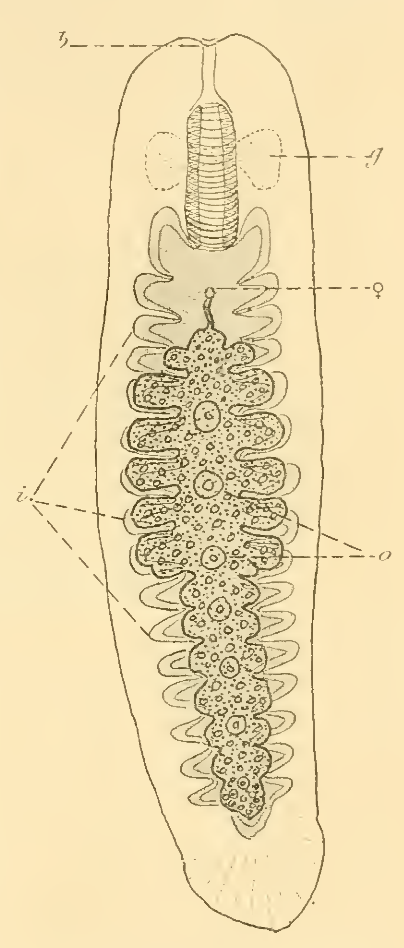


FIG. 2. *Prorhynchus metameroides* n. sp. Schéma général de l'organisation, vue par la face ventrale, × 70 environ. *b*, bouche ; *g*, cerveau ; *i*, intestin et ses diverticules ; *o*, œuf dans l'ovaire ; ♀ orifice génital.

Le pharynx est court (1/6 de la longueur totale), cylindrique, très peu saillant à l'intérieur du vestibule buccal formé par simple invagination du tégument, et par conséquent, sans doute peu protractile. La structure est celle décrite par VEJDOVSKY, avec la couche interne de muscles cir-

culaires plus développée dans la partie inférieure tandis que la longitudinale externe l'est davantage dans la supérieure. L'intestin est remarquable comme je l'ai dit par sa forme régulièrement lobée (fig. 1, *i*), il est garni de véritables cæcums opposés, un peu étranglés à la base, que séparent les muscles dorso-ventraux, au lieu de simples renflements comme ils sont connus chez *Pr. hygrophilus* et, avec moins de régularité encore, dans d'autres espèces. La seule qui s'en rapproche à ce point de vue est *Pr. applanatus* décrit par von Kennel (1889) de la Trinité et qu'il ne serait pas étonnant de retrouver dans l'Amérique continentale. Mais l'animal

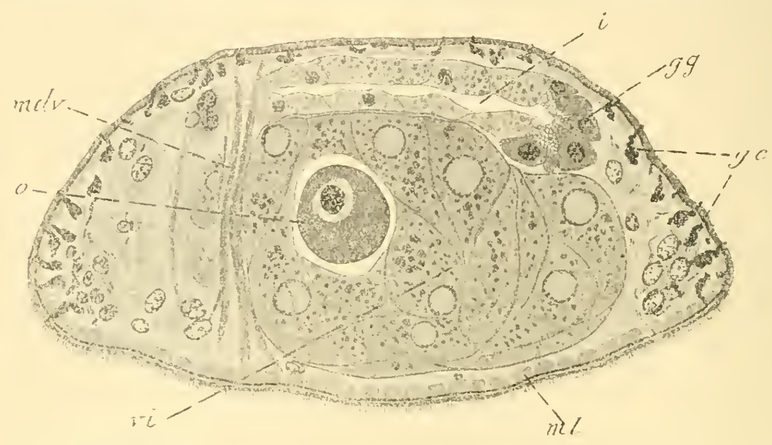


Fig. 3. *Prorhynchus metameroides* n. sp. Coupe transversale vers le milieu du corps, × 250. Elle est supposée oblique, passant à gauche par un des faisceaux musculaires dorso-ventraux, à droite par les diverticules intestinal et génital. Mêmes lettres et : *mdv*, muscles dorso-ventraux ; *ml*, muscles longitudinaux ; *gc*, glandes cutanées ; *gg*, cellules glandulaires des culs-de-sac intestinaux ; *vi*, cellules vitellines.

de von Kennel montre 23 ou 24 paires de ces cæcums sur l'intestin proprement dit, plus une demi-douzaine sur un diverticule ventral au pharynx, tandis que le mien n'en présente que 16 (les limites de la variation individuelle ne doivent pas être étendues), et n'a point trace de semblable diverticule : la première paire remonte seulement un peu sur les côtés du pharynx.

La structure histologique présente aussi un grand intérêt : tandis que le tronc commun est tapissé par des cellules absorbantes, bourrées d'inclusions de forme et de taille variée qui représentent de la nourriture ingérée, le revêtement du fond des culs-de-sac est formé de cellules glandulaires (fig. 3, *gg*), à protoplasma compact et basophile à sa base, rempli dans sa portion distale de petits grains de sécrétion réguliers. Ces deux espèces de cellules sont bien connues chez les Turbellariés des divers groupes, et leur physiologie a été élucidée dans ces dernières années

(Wilhelmi, Arnold, etc.). Mais les secondes sont en général dispersées parmi les autres ou, dans les Triclades par exemple, plus nombreuses à la naissance des ramifications et près du pharynx. M. Braun (1885) nie leur existence chez *Pr. stagnalis* et les trouve mélangées aux autres chez son *Pr. curvistylus*. Ici, au contraire, nous trouvons les cæcums intestinaux différenciés en véritables glandes digestives, cas qui semble à présent unique chez les Platodes.

Je n'ai rien pu voir de l'appareil excréteur et ne connais du système nerveux que les deux ganglions cérébraux (fig. 2, *g*) accolés au pharynx vers son milieu (ils sont au-dessus de lui chez *Pr. hygrophilus* où Vejdovsky décrit une commissure ventrale, complétant un véritable collier œsophagien, que je n'ai point trouvée). Je n'ai point vu d'yeux, mais des yeux assez diffus, comme ceux décrits par von Kennel dans son espèce m'auraient peut-être échappé sur l'animal fixé. L'appareil génital des *Prorhynchus*, tel qu'il est bien connu dans *Pr. stagnalis* M. Schulze, *curvistylus* Braun, *putealis* Haswell, comprend un ovaire allongé s'ouvrant par un orifice ventral et un testicule plus ou moins folliculaire dont le canal déférent aboutit dans le vestibule pharyngien même à un pénis en forme de dard cuticulaire creux. Mais dans d'autres espèces la dichogamie paraît très accentuée, et Vejdovsky dans *Pr. hygrophilus* comme de Man dans *Pr. sphyrocephalus* et von Kennel dans *Pr. applanatus* ont trouvé un ovaire bien développé avec des traces tout au plus des organes mâles, dont le dard même a disparu (il reste dans les tissus du copulant après la fécondation qui est hypodermique d'après Haswell, et Sekera 1906). Il en est de même pour *Pr. metameroides* où je n'ai même pas trouvé les vestiges que m'auraient offerts sans doute des matériaux en meilleur état. Le plus curieux est que je n'en ai pas trouvé davantage chez les individus les plus jeunes où l'ovaire était réduit à une traînée cellulaire.

Cet ovaire lui-même est par sa forme et son développement le caractère le plus curieux de l'espèce. Chez tous les *Prorhynchus* il comprend à sa partie inférieure une zone germinative où les cellules se multiplient, pour se différencier en s'en écartant, ce qui aboutit à la formation d'une série linéaire de follicules composés chacun d'un œuf et d'une ou plusieurs couches de cellules vitellines (voir les descriptions de Vejdovsky) ; l'aspect est donc moniliforme ou vaguement lobé. Ici, au contraire, la masse des cellules vitellines prend un énorme développement, refoule le parenchyme et le tube digestif et se renfle sur les côtés en acquérant une forme pennée identique à celle de l'intestin, les ramifications de l'une

et de l'autre étant superposées : ceci s'explique de suite par l'existence des faisceaux puissants et réguliers de muscles dorso-ventraux en deux files paramédianes qui brident l'accroissement des deux organes et les forcent à s'évaginer dans leurs interstices. Il ne faut pas croire que chaque renflement corresponde à un follicule : les œufs qu'on aperçoit en file médiane par transparence (fig. 2, *o*) ne sont qu'au nombre d'un pour deux paires de cæcums environ.

Dans l'individu que je prends pour type il existe à partir de l'orifice ♀ (situé un peu au-dessus de la limite du tiers supérieur et relié à l'ovaire par un court canal) une première paire de cæcums courts, cinq autres aussi larges que les renflements digestifs qu'ils doublent, puis une demi-douzaine beaucoup moins accentués et laissant apercevoir ceux-ci, de sorte qu'à un faible grossissement on ne voit d'abord que les ramifications génitales dans la partie moyenne, que les intestinales dans l'inférieure (fig. 2). Enfin les cellules vitellines, toutes semblables (fig. 3, *vi*) et serrées en écailles d'oignon, sont remplies de grains sidérophiles irréguliers et d'énormes inclusions réfringentes, jaunâtres, sauf une mince écorce chromatique, non colorables, souvent divisées, identiques à celles que Vejdovsky considère comme résultant de la transformation du nucléole des noyaux involués chez *Pr. hygrophilus* (il n'en existe en effet qu'une dans chaque cellule, qui n'a pas d'autre noyau) ; Braun les signale avec les mêmes caractères chez *Pr. curvistylus*. Les œufs au contraire, séparés du follicule par une lacune qui peut résulter de la fixation, sont pauvres en inclusions figurées et il n'y a guère de différences à ce point de vue ni à celui de la taille entre tous ceux de la file ; en effet d'après Sekera, chez *Pr. stagnalis* et *Pr. balticus* quatre œufs au moins se forment à la fois, évoluent simultanément bien que placés les uns derrière les autres et sont pondus ensemble.

L'animal a été trouvé par M. Picado dans l'eau retenue par les feuilles des Broméliacées ; mais il est bien probable qu'il peut se risquer au moins temporairement en dehors d'elle, dans la partie simplement humide de la rosette foliaire où vivent les trois Triclades terrestres : ses congénères *Pr. sphyrocephalus* et *Pr. hygrophilus* vivent en effet dans la terre humide et non dans l'eau. Il est à peu près constant dans les *Æchmea* et les *Billbergia* ainsi que dans les grandes *Tillandsia*. Mes échantillons provenaient d'Estrella, de Cartago et d'Orosi. Une étude plus approfondie que je ferai quand j'en aurai les matériaux conduira certainement à des résultats intéressants au point de vue histologique (épiderme, cellules

vitellines), et systématique. En effet, la position du genre *Prorhynchus* parmi les Rhabdocœles est assez incertaine. Par son pharynx très différencié, dont l'ouverture supérieure et terminale est presque unique parmi les Turbellariés, il rompt l'unité des *Hysterophora*, le groupe inférieur caractérisé par l'absence de vitellogène distinct de l'ovaire, auquel le rapporte von Graff : leurs trois autres familles ont un « pharynx simplex » à peine distinct du parenchyme et manquent des follicules vitellins si développés ici autour de l'ovaire bien que la disposition décrite par Sekera chez *Microstomum* puisse en être l'ébauche. Quelques points de l'organisation font songer aux Allœocœles, et je viens précisément de décrire (**1913**) une forme marine dont l'aspect général et le pharynx sont ceux d'un *Prorhynchus* tandis que l'appareil génital rappelle plutôt celui de certains Allœocœles Holocœles ; mais il subsiste un fort hiatus de part et d'autre.

Pour le moment, je voudrais appeler l'attention sur un autre point. Le nom spécifique *metameroides* que je donne à l'animal rappelle qu'il paraît à première vue aussi segmenté qu'une Hirudinée, si l'on fait abstraction de la forme extérieure, ou en tous cas que la fameuse *Procerodes lobata* (O. Schmidt) [*Gunda segmentata* Lang], qui a fait couler tant de flots d'encre ; il y a même ce caractère en plus que chez *Procerodes* les testicules alternent avec les lobes de l'appareil digestif (comme du reste dans les Némertes dont la pseudométamérie est moins régulière), ce qui rend la comparaison avec un segment d'Annélide assez difficile, tandis que dans *Prorhynchus metameroides* les segmentations des divers organes se superposent. On peut dire qu'il fournit de ce fait un sérieux argument à la théorie gonocœlienne développée par Lang (je renvoie au résumé que j'en ai donné en **1911**) : si les deux cæcums ovariens sus jacents aux cæcums digestifs et qui déjà peuvent les déborder continuent à s'accroître jusqu'à les entourer dorsalement, puis se séparent plus ou moins des voisins, nous aurons quelque chose de très comparable à une poche cœlomique d'Annélide comprise entre deux dissépiments, entourant un renflement segmentaire du tube digestif et bourrée de produits génitaux au moment de la maturité sexuelle... Les différences seront surtout d'ordre histologique et pourront être franchies par une organisation des éléments et parois de la poche ! J'ajoute d'ailleurs que la dérivation inverse à partir d'un animal du type des Polychètes serait tout aussi facile à construire.

On pourrait donc faire provenir *Prorhynchus* (et à partir de lui les

formes non métamérisées), d'animaux franchement segmentés. Mais il me paraît sinon plus exact, je n'en sais rien, du moins plus suggestif de l'envisager comme un exemple de la façon dont la métamérie a pu se constituer sous l'influence de causes précises, liées à la physiologie de l'animal. On a déjà tenté plusieurs explications mécaniques de ce phénomène si irritant pour le morphologiste, et toutes paraissent bien inadéquates. J'ai fait remarquer (**1911**, p. 142) que la fragmentation ou la régularisation des gonades, puis des autres organes (Meyer et Lang), par les mouvements ondulatoires de natation soulève entre autres une objection grave : les ondulations d'un Ver nageant décroissent régulièrement de la tête à la queue et les segments devraient faire de même, au lieu d'être semblables à partir de la zone de croissance. Ici, au contraire, et pour ce cas particulier, nous pouvons tirer du mode de progression de l'animal qui résulte des remarques faites sur le vivant par M. Picado, une explication tout à fait adéquate.

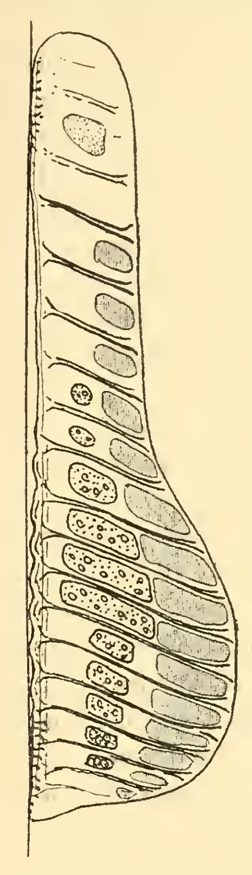


Fig. 4. Schéma d'une coupe sagittale paramédiane de l'animal en train de progresser, intéressant tous les muscles dorso-ventraux d'un côté, les diverticules intestinaux et génitaux (représentés comme dans la fig. 2).

Il est très difficile de le détacher du substratum sur lequel il se déplace avec une étonnante vélocité ; en effet la progression s'effectue non par les cils mais exclusivement, semble-t-il, par les contractions très rapides du corps prenant appui sur la sole ventrale et surtout sur ses extrémités pourvues de glandes ; je n'ai pas vu de papilles adhésives sous l'inférieure comme on en connaît dans d'autres espèces, mais la figure 1 montre une disposition radiaire de la musculature en cette région qui constitue une ébauche de ventouse ; prenant appui sur celle-ci, l'animal allonge et fixe sa partie céphalique (fig. 4), puis se raccourcit en gonflant cette dernière, ancre à nouveau sa queue et ainsi de suite : procédé qui diffère de l'arpentage des Sangsues parce que le corps se raccourcit sans se courber, mais qui dérive de la progression par onde péristaltique des Némertes et de beaucoup d'autres animaux, l'onde (qui chemine ici de la tête à la queue), étant unique et très renflée en raison de la forme courte de l'animal, et

le déplacement beaucoup plus rapide, si bien qu'il paraît à l'œil nu, quoique collé au substratum, faire une série de bonds. Le corps se raccourcit par l'action des muscles longitudinaux ; il s'allonge presque exclusivement par celle des dorso-ventraux, (les circulaires sont peu ou pas développés et d'ailleurs leur action prépondérante telle qu'elle intervient dans un processus de fouissage, gênerait l'adaptation en arrondissant le corps et le décollant ainsi du substratum). Ces muscles qui se contractent successivement de la tête à la queue, sont devenus puissants et régulièrement disposés pour répondre à ce mouvement régulier et rapide : les fibres dorso-ventrales éparses dans le corps d'un Triclade par exemple, qui avance par mouvements complexes et lents n'étaient plus adéquates. Nous sommes donc arrivés à la constitution d'une double rangée de faisceaux musculaires équidistants, entre lesquels s'est faite l'évagination simultanée des culs-de-sac digestifs et génitaux qui leur emprunte sa régularité ; il est d'ailleurs vraisemblable que la régularisation des muscles et des cæcums déjà existants a marché de pair, la première entraînant l'autre, au fur et à mesure que le processus de reptation, ébauché dans d'autres espèces du genre, devenait plus parfait. D'abord restreinte à la forme extérieure, la disposition métamérique du tube digestif a retenti sur l'histologie par la localisation des cellules glandulaires dans le fond des culs-de-sac ; il est probable que l'anatomie mieux connue de l'animal nous montrera aussi le retentissement des mêmes phénomènes sur d'autres organes : testicule, appareil excréteur peut-être, système nerveux qui, d'ailleurs, doit subir le contre-coup immédiat de la disposition des muscles. HASWELL décrit chez *Pr. putealis* des anastomoses régulières entre les troncs nerveux longitudinaux, mais beaucoup trop serrées pour correspondre à une métamérie de notre degré.

Jusqu'à quel point peut-on généraliser l'explication adéquate, semble-t-il, dans le cas envisagé ? A mon sens, il faut plutôt la regarder comme un exemple de la nature et du mode d'action des facteurs de la métamérie, qui ne sauraient évidemment être les mêmes dans tous les cas. Une théorie générale de celle-ci n'est sans doute point réalisable, ce qui pourrait être la cause de l'échec des précédentes. L'appliquer au cas central des Polychètes, ce serait supposer qu'ils dérivent d'animaux courts et aplatis ayant progressé par le mode susdit et qu'ils ont perdu ensuite une bonne partie des premiers caractères acquis : c'est possible mais peu probable, bien que des facteurs analogues aient dû entrer en jeu dans une large mesure. A mon avis, pour expliquer la segmentation parfaite des Annélides et des

Arthropodes, il faudra tirer parti non seulement des mouvements généraux mais des mouvements des pieds ou appendices dont la différenciation a dû marcher de pair avec celle des segments, car il semble bien que tous les animaux à métamérie parfaite ont de semblables appendices, pieds et bouquets de soies ou dérivent d'ancêtres en ayant possédé.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1911. Beauchamp (P. de). Conceptions récentes sur l'Anatomie et l'Embryogénie comparée des Vers et des groupes voisins : les théories du trophocœle (*Bull. scient. France et Belgique*, XLV, p. 106-148).

1912. — Planaires terrestres des Broméliacées de Costa-Rica, recueillies par M. C. Picado (*Arch. Zool. Expér.*, [5], X, notes et rev. p. I-X).

1913. — Un nouveau Rhabdocœle marin, *Prorhynchopsis minuta* n. g. n. sp. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXXVII, p. 299-302).

1885. Braun (M.). Die Rhabdocœliden Turbellarien Livlands. (*Arch. fur Naturk. Livonien, Esthonien und Kurlands*, [2], X, p. 131-249, pl. I-IV).

1898. Haswell (W. A.). On a Prorhynchid Turbellarian from deep wells in New Zealand. (*Quart. Journ. microsc. Sc.*, n. s., XL, p. 631-645, pl. XLVIII).

1899. Graff (L. von). Monographie der Turbellarien. II. Tridadida terricola (2 vol. in-2°, Leipzig).

1888. Kennel (J. von). Untersuchungen an neuen Turbellarien. (*Zool. Jahrb.*, Abt. Anat., III, p. 447-486, pl. XVIII-XIX).

1903. Sekera (E.). Erneute Untersuchungen über die Geschlechtsverhaltnisse der Stenostomiden. (*Zool. Anz.* XXVI, p. 569-577).

1906. — Ueber die Verbreitung der Selbstbefruchtung bei den Rhabdocœliden. (*ibid.*, XXX, p. 142-153).

1895. Vejdovsky (F.) Zur vergleichender Anatomie der Turbellarien. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LX, p. 90-162, pl. IV-VII).

VI

COLORATION VITALE DU CORPS ADIPEUX D'UN INSECTE PHYTOPHAGE PAR UNE ANTHOCYANE ABSORBÉE AVEC LA NOURRITURE

PAR

A. CH. HOLLANDE

(Docteur ès-sciences

Chargé de cours à l'école supérieure de pharmacie de Nancy.

Reçu le 10 Janvier 1913.

Les rapports qui existent entre la coloration des diverses parties des plantes qui servent à la nutrition des insectes phytophages et la coloration de ces insectes, sont encore peu connus.

Depuis les observations de KRUKENBERG (1886) et HABICH (1891), on sait pourtant que certaines chenilles tirent l'origine de leur coloration dans la nourriture des plantes sur lesquelles on les trouve. Ainsi, les chenilles des *Eupithecia* ont une couleur jaune lorsqu'elles sont capturées sur les fleurs du *Senecio jacobæ* et du *Buphthalmum salicifolium*, elles sont au contraire rouges sur les centaurées à fleurs rouges, roses sur les circes, blanches sur les fleurs de la camomille, etc. D'autres observations semblables ont encore été faites avec les chenilles vertes, les larves d'*Elloparia fasciaria* et de *Xylomiges conspicillaris*, etc.

La coloration verte est la seule, qui au point de vue chimique, ait été nettement établie ; et il suffit, à ce sujet, de rappeler les recherches de POULTON, NEWBIGIN, MAC MUNN etc., qui ont montré que cette coloration était due à la présence dans le corps de l'insecte soit de la chlorophylle, soit d'un dérivé de la chlorophylle provenant de la nourriture absorbée.

La chlorophylle pouvant remplir chez l'insecte le rôle de pigment, on était en droit de se demander si d'autres pigments végétaux, tels que les anthocyanes ne pouvaient pas, eux aussi, participer à la coloration des insectes.

Aussi ai-je recherché ce qu'il advenait de l'anthocyane ingérée par l'insecte, me demandant, au cas où l'anthocyane serait capable de traverser l'intestin de l'animal et de parvenir ainsi dans sa cavité générale,

si elle demeurerait comme telle dans le sang ou si elle se localiserait dans un tissu de préférence à tout autre. C'étaient là des connaissances importantes à acquérir et qui, comme le dit OTTO VON FÜRTH (1903) au sujet de la coloration des insectes par les pigments des plantes, « seraient d'un grand intérêt biologique » (*loc. cit. p.* 547.)

Mes observations ont porté sur une larve de coléoptère, appartenant à la famille des curculionides, le *Cionus olens* Fabr.

La larve de ce charançon se rencontre dans les régions alpines en septembre-octobre sur le *Verbascum nigrum*, elle a une couleur brune

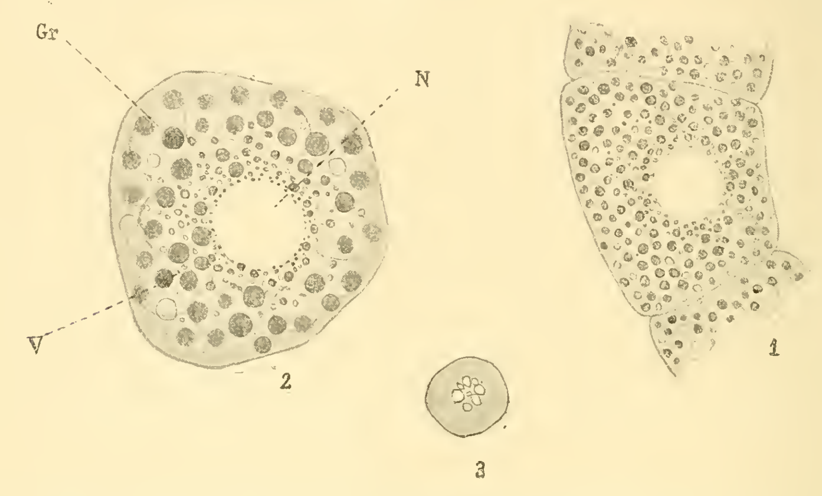


FIG. 1. Cellule du tissu adipeux périphérique de la larve âgée du *Cionus olens* FABR. représentée in vivo. ×. 510.
FIG. 2. Cellule du tissu adipeux central de la même larve (in vivo). + 510.
N. Place du noyau invisible in vivo.
V. Vacuoles de graisse.
Gr. Granulations (pseudonucléi) colorées en violet par l'anthocyane.
FIG. 3. Une des granulations violettes fortement grossie et montrant en son centre des inclusions réfringentes.

violacée, et est enduite d'un suc visqueux. Cette larve se nourrit uniquement des jeunes poils staminaux des bourgeons floraux du *Verbascum nigrum* dont elle perce les pétales pour pénétrer au centre de la fleur.

Les poils des étamines des fleurs de cette plante sont colorés en violet intense par une anthocyane; dès lors il devenait possible de suivre ce qu'il adviendrait de ce pigment végétal chez cet insecte dont les conditions naturelles de la vie ne seraient pas modifiées.

Peu de temps après leur ingestion par la larve du cione, les poils staminaux du *Verbascum* perdent leur couleur violacée, jaunissent, puis se désagrègent. A l'examen macroscopique, le suc du ventricule chylifique paraît coloré en bleu violacé, mais l'examen de ce même liquide au micros-

cope montre que la couleur est due à la présence des poils staminaux récemment ingérés et n'appartient pas en propre au suc digestif.

Au fur et à mesure que la larve grandit, apparaissent dans les cellules adipeuses de l'insecte de fines granulations réfringentes, qui, d'abord incolores, acquièrent rapidement dans la suite une teinte violacée de plus en plus intense, en même temps que leur volume s'accroît.

La multitude des grains ainsi colorés est telle dans les cellules adipeuses des larves âgées, qu'elle masque, pour ainsi dire, complètement les vacuoles de graisse. Ces grains mesurent environ de 3 à 10 μ et, tout en existant à l'intérieur du protoplasme de la cellule, se trouvent principalement situés à la périphérie du cytoplasme (fig. 1 et 2).

Chez la larve prête à filer sa coque, le tissu adipeux périphérique se différencie nettement du tissu adipeux central ou tissu adipeux interne, en ce que les cellules qui composent le premier renferment des grains colorés plus fins et de petites gouttelettes de graisse incolore (fig. 1), tandis que la graisse des cellules du tissu adipeux central est teintée en jaune et que les granulations violettes sont beaucoup plus grosses (fig. 2). Ces dernières granulations, — que l'on peut, ainsi que celles du tissu adipeux périphérique, homologuer aux « pseudonucléi » de Berlese, — montrent fréquemment en leur centre quelques grains incolores, très réfringents, solubles dans l'acide chlorydrique et qui, probablement, représentent des urates (fig. 3).

Le sang de la larve demeure constamment coloré en jaune, et la couleur violacée que revêt cette larve est due uniquement à la teinte des cellules adipeuses vues au travers des téguments légèrement brunâtres ; les cellules des tubes de Malpighi, de même que celles de tous les autres organes de l'insecte ne présentant pas de pigment violet.

IDENTIFICATION DU PIGMENT PAR SES RÉACTIONS CHIMIQUES

La couleur bleue violacée des granulations adipeuses larvaires, entièrement semblable à celle des poils staminaux du *Verbascum nigrum* indiquait tout au moins de rechercher si cette couleur était due à la présence dans ces granulations d'anthocyane.

L'examen chimique montre que le pigment figuré des cellules adipeuses en présence des acides faibles, tels que l'acide acétique vire en rose, puis lentement passe au rouge vif qui va progressivement en diminuant pour faire place à une teinte jaune sale ; les acides forts, tels les

acides chlorhydrique, azotique et sulfurique déterminent au contraire brusquement un virage de la couleur violette à la teinte rouge vif, cette teinte disparaissant au bout de quelque temps. Les bases diluées (ammoniaque, potasse et soude) transforment la teinte violette en une teinte bleu foncé ; concentrées, ces mêmes bases fournissent une teinte bleu verdâtre.

En présence de l'acide osmique le pigment violet est détruit peu à peu, les pseudonucléi qui le renfermaient deviennent ainsi incolores. Enfin, ce pigment, qui précipite par l'acétate de plomb peut être extrait des cellules adipeuses — avant l'action des réactifs fixateurs — au moyen de l'alcool éthylique à 70°.

Ces diverses réactions se reproduisant avec le pigment violet des poils staminaux du *Verbascum nigrum*, indiquent que le pigment violet contenu dans les granulations des cellules adipeuses de la larve du *Cionus olens* est formé par l'anthocyane des poils des étamines du *Verbascum ;* l'anthocyane des poils staminaux a donc traversé le tube digestif de l'insecte, et arrivée dans le sang sous une forme incolore, de — leuco-dérivé —, s'est reconstituée sous sa forme colorée dans les « pseudonucléi » des cellules adipeuses larvaires.

QU'ADVIENT-IL DE L'ANTHOCYANE DES CELLULES ADIPEUSES LARVAIRES DURANT LES PHÉNOMÈNES DE LA MÉTAMORPHOSE ?

Tant que les cellules adipeuses restent fixes et soudées les unes aux autres, les granulations colorées conservent leur teinte bleu violacé ; libres, les cellules adipeuses présentent alors, en plus des grains violets, des grains colorés en bleu, d'autres grains et principalement les plus petits sont colorés en rouge ; dans la suite, lorsque les cellules adipeuses commencent à être envahies par les phagocytes, leurs granulations se décolorent peu à peu. Chaque grain apparaît ainsi, durant les phénomènes qui accompagnent la métamorphose de la larve, comme étant le siège de modifications propres, se traduisant par une teinte spéciale ; ces modifications sont, sans doute, le résultat soit de variation dans le degré d'acidité ou d'alcalinité, soit de phénomènes d'oxydation ou de réduction.

Dans les « sphères de granules » nouvellement formées et qui résultent de la phagocytose des cellules adipeuses par les leucocytes, les granulations, tout en demeurant pour la plupart reconnaissables, sont le plus

souvent incolores. L'anthocyane n'y est pourtant pas détruite, car l'addition d'acide ou d'alcali fait immédiatement apparaître une teinte rouge ou verte : elle est donc revenue à nouveau sous la forme en laquelle elle existait dans le sang, c'est-à-dire sous la forme de leuco-dérivé, — peut-être sous l'influence du suc leucocytaire.

Chez l'imago qui vient d'éclore, l'anthocyane ne peut plus être mise en évidence par les acides ou les bases ; elle a été détruite durant la période nymphale. Il en est de même chez les imago capturées sur les *Verbascum nigrum*, et dont le contenu intestinal ne m'a jamais montré de poils staminaux.

Role de l'anthocyane chez le *Cionus olens* Fabr.

Il serait, je crois, prématuré pour l'instant de chercher à discuter le rôle physiologique de l'anthocyane chez les insectes et en particulier chez le *Cionus olens*, d'autant plus que le rôle physiologique des anthocyanes n'a pu encore être élucidé de façon certaine chez les plantes. Je ferai remarquer toutefois que les cellules adipeuses chez les insectes, étant avant tout des organes de réserve, il n'est pas inadmissible de supposer que l'anthocyane s'accumule dans les cellules adipeuses de la larve du cione, en tant que matière de réserve ; si, comme le rapporte R. Combes (1910), les anthocyanes sont des glycosides modifiés par oxydation, la cellule adipeuse deviendrait, chez la larve de ce charançon, le centre de réserves glucosiques, de même qu'elle est le lieu de dépôt des éthers de la glycérine. Cela ne pourrait d'ailleurs surprendre, car il est aisé de constater que chez beaucoup d'insectes, les cellules adipeuses sont très riches en dépôt de sucre sous la forme de glycogène, et que ce glycogène — surtout au moment de la nymphose — se présente fréquemment localisé sur leurs granulations.

Actuellement, je concluerai seulement que l'anthocyane absorbée par les larves des ciones avec leur nourriture, détermine chez ces insectes une « coloration vitale » de certains éléments figurés du tissu adipeux à l'exclusion de tout autre tissu; il y a, en d'autres termes, élection unique de l'anthocyane par les grains (pseudonucléi) de la cellule adipeuse (1). Cette coloration vitale par un pigment végétal procure en outre indirecte-

(1) On ne rencontre pas d'anthocyane dans les granulations des cellules adipeuses des larves des Ciones qui vivent sur le *Verbascum album* et qui se nourissent des poils staminaux incolores — et par suite également sans anthocyane — de cette plante.

ment à la larve du *Cionus olens* un mimétisme frappant avec les étamines violettes du *Verbascum nigrum* au milieu desquels elle se tient blottie.

Laboratoire de Zoologie. Ecole supérieure de Pharmacie de Nancy.

AUTEURS CITÉS

1891. Habich (O.). Ueber den Einfluss des Futters auf die Färbung und Zeichnung der Raupen des Genus *Eupithecia*. (*Stettiner Entomol. Zeitung.*)

1880 Krukenberg. Ueber tierische Farbstoffe und deren physiologische Bedeutung. (*Vergl. Studien. I Reiche*, 2 *Abt et* 5 *Abt.*)

1883 Mac Munn. On the occurence of Chlorophyll in animals. (*Rep. of the Brit. Assoc. for Advance of Science. Southport.*)

1898 Newbigin (M.). Colour in nature. (*London*, *John Murray.*)

1903 Otto von Fürth. Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. (*Iéna. G. Fischer.*)

1885. Poulton (E. B.). The essential nature of the colouring of phytophagous larvæ (and their pupæ) ; with an account of some experiments upon the relation between colour of such larvæ and that of their foodplants. (*Proc. roy. Soc.* 38.)

1883 — Further experiments upon the colour relation between phytophagous larvæ and their surroundings. (*Rep.* 57. *Meet. Brit. Assoc. for Advance of Science.*)

1890 — The colours of animals, their meaning and use, especially considered in the case of Insects. (*London*, *Internat. Scientific Series* 68).

1909. Combes (R.). Rapports entre les composés hydrocarbonés et la formation de l'anthocyane. (*Ann. sc. nat.* 9e *série p.* 275-303.)

1910 — Les échanges gazeux des feuilles pendant la formation et la destruction des pigments anthocyaniques. (*Rev. gén. Bot. tome XXII.*)

Les Directeurs-Gérants : *Paru le* 25 *Mars* 1913.

G. Pruvot et E.-G. Racovitza

Fontenay-aux-Roses. — Imp. L. Bellenand. — 22.211.

ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
FONDÉES PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE
G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago
ET
E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

Tome 51. NOTES ET REVUE Numéro 3.

VII

SUR UN ENSEMBLE DE PROTISTES PARASITES DES BATRACIENS

(NOTE PRÉLIMINAIRE)

PAR

BERNARD COLLIN
Chef des Travaux à la station zoologique de Cette.

Reçu le 16 Février 1913

Ayant eu l'occasion d'étudier, en juillet, août, septembre et octobre derniers, en vue de recherches spéciales relatives aux Infusoires, le contenu intestinal de nombreuses larves de Batraciens, principalement des gros têtards de l'*Alytes obstetricans* LAUR., si communs dans les mares en cette saison d'automne, j'y pus constater la présence d'une population protistologique abondante et variée, en partie non décrite. D'autre part, des formes classiques, mais insuffisamment connues, m'ont fourni quelques faits nouveaux que je tiens à signaler. Je compte, dans un avenir très proche, compléter ces documents par un mémoire *in-extenso*.

I. Schizophytes.

J'ai négligé de parti pris toute la menue flore microbienne peu ou pas identifiable sans isolement et culture pure (Sarcines, Micrococques. Vibrions, nombreux Bacilles souvent groupés en zooglées compactes. Bactéridies fusiformes, à une spore déjà signalées par Dobell (**1911**). moins la spore) pour m'attacher uniquement à quelques espèces de grande taille bien caractérisées au point de vue morphologique et capables par leurs dimensions mêmes d'être un matériel de choix pour l'analyse des structures fines.

a.) *Bacillus camptospora* n. sp.

Grand bacille cylindrique non flexible — (comme *B. Butschlii* Schaudinn **1902**) — nettement incurvé en croissant et atténué en pointe obtuse aux 2 extrémités ; membrane d'enveloppe bien nette, présentant un double contour aux très forts grossissements, ne montrant aucune structure. Contenu hyalin, peu chargé en granules (pas de grains métachromatiques !) et presque invisible *in vivo*. Motilité faible ou nulle, au moins dans les circonstances où eut lieu l'observation. Longueur 40 à 75 μ, parfois même 95 μ, sur environ 5 μ de large. Spores arquées, réniformes, mesurant en moyenne $3,5 \times 10$ μ, tantôt très écartées (fig. 1 *a*), tantôt très raprochées et presque contiguës (fig. 1 *b*), avec tous les intermédiaires (fig. 1 *c*). On trouve constamment 2 spores chez les individus normaux ; mais, de même que chez d'autres Bacilles disporés (g. *Dispora* Kern), on observe un pourcentage assez élevé d'anomalies : soit des exemplaires ne montrant qu'une seule spore (fig. 1 *d*) ou bien une spore normale et une autre rudimentaire. J'ai même vu une fois la spore abortive fragmentée en plusieurs autres très petites et à contour irrégulier, mais à membrane fort nette, colorable en bleu au Giemsa comme la membrane de la grande spore (fig. 1 *e*). Très abondant chez tous les exemplaires des têtards d'Alyte, en une seule et même station, aux environs de Selongey (Côte-d'Or) ; intestin postérieur.

b.) *Bacillus enterothrix* n. sp.

Bacille cylindrique flexible (comme *B. flexilis* Dobell **1908**) toujours associé en très longs filaments mobiles à la façon des *Beggiatoa* et dont

l'ensemble forme des paquets chevelus, d'aspect confervoïde, libres dans la lumière intestinale de l'hôte. Le diamètre des filaments varie de 2,5 à 4 µ, la longueur individuelle des Bacilles (distance entre les cloisons)

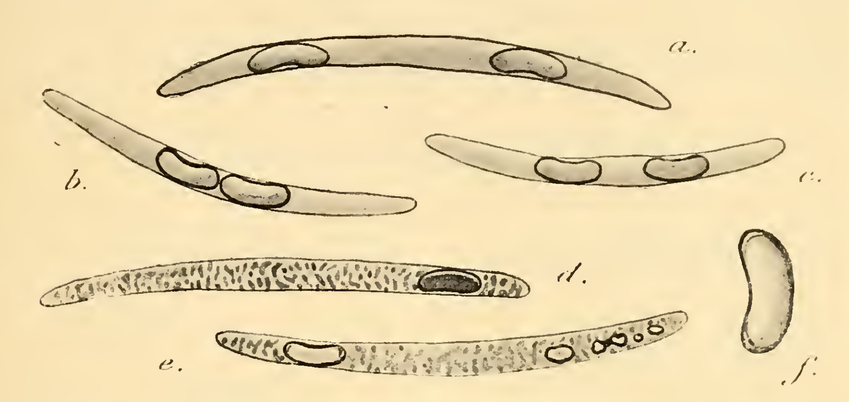


Fig. 1. *Bacillus camptospora* n. sp. (× 1.000). *a*, *b*, *c*, exemplaires normaux à 2 spores, *in vivo* ; *d*, *e*, exemplaires anormaux, l'un immature, à une seule spore bien colorable, l'autre avec une spore mûre entière et une deuxième fragmentée (alcool absolu, Giemsa) ; *f*, spore réniforme isolée et plus grossie (× 1.800).

étant de 40 à 60 µ, quelquefois 100 à 120 µ. Membrane d'enveloppe très nette, avec contenu plasmique bien visible *in vivo ;* grains réfringents nombreux, de taille toujours beaucoup moindre que le diamètre de la cellule. Chaque bacille produit 2 spores qui sont plus ou moins

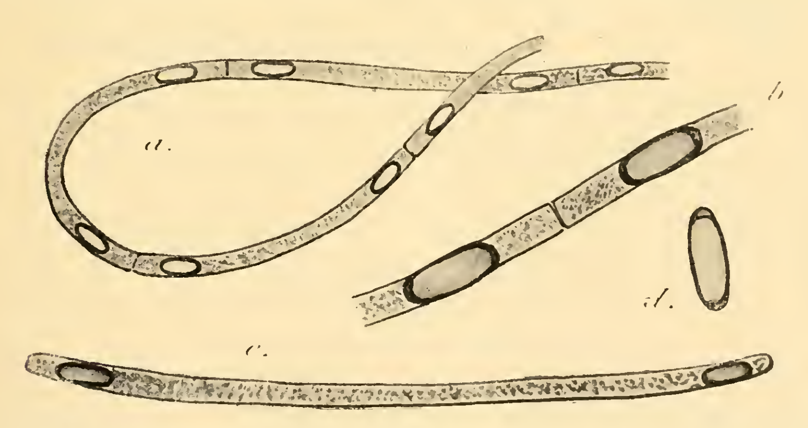


Fig. 2. *Bacillus enterothrix* n. sp. ; *a*, portion de filament sporulé (× 1.000) ; *b*, une partie plus grossie, montrant le couple de spores et la cloison séparatrice (× 2000) ; *c*. un bacille isolé par rupture, mesurant 100 µ (× 1.000) ; *d*, spore isolée (× 2.000).

rapprochées de ses deux extrémités, mais à écartement presque toujours constant pour des bacilles d'une même chaîne ; de sorte que, dans la vue d'ensemble d'un filament, les spores semblent couplées deux par deux,

les deux spores de chaque paire dépendant en réalité de bacilles différents (fig. 2 *a* et *b*). Ces spores sont cylindriques et non arquées, terminées aux 2 bouts par une calotte hémisphérique à paroi plus molle et plus aisément colorable qu'il faut sans doute interpréter comme pôle germinatif (fig. 2 *d*). Il arrive quelquefois, par suite des manipulations brutales nécessaires à l'étalement, que des bacilles s'isolent; leurs extrémités sont

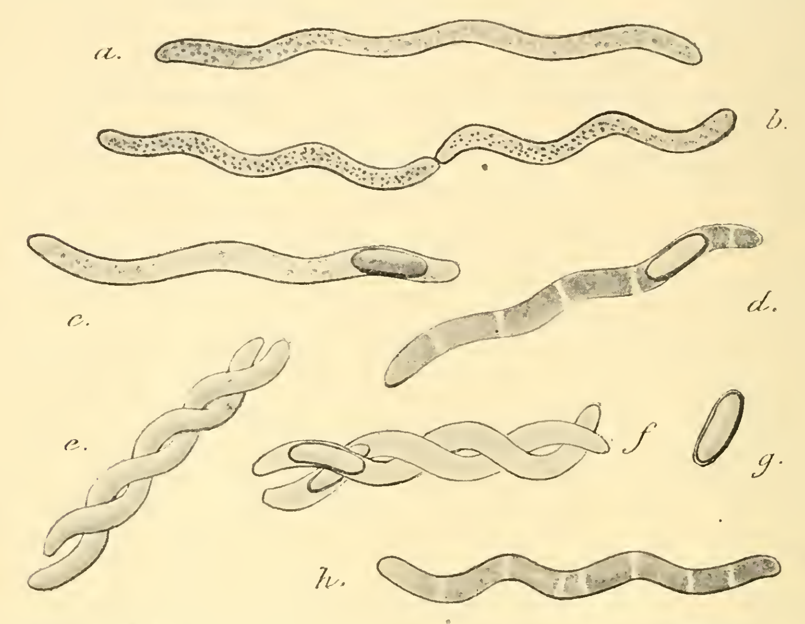


Fig. 3. *Spirillum prœclarum* n. sp. (× 1.000). *a*, *b*, exemplaires longs, dont 1 en voie de division : *c*, exemplaire sporulé immature (coloration au fer, après fixation humide) ; *d* et *h*, exemplaires altérés, colorés au Giemsa après demi-dessiccation ; *e*, *f*, spirilles enroulés 2 à 2, avec ou sans spore (*in vivo*) ; *g*, spore isolée, plus grossie (× 1.200).

alors plus ou moins arrondies (fig. 2 *c*). Rectum des têtards d'Alyte, en diverses stations, au même lieu que le précédent.

c.) *Spirillum prœclarum* n. sp.

Corps cylindrique non contractile, non déformable, à extrémités arrondies-obtuses, très peu atténuées, enroulé en une spire régulière dextrogyre de 2 tours à 3 tours et demi, quelquefois 4 à 5 tours aux approches de la division (fig. 3 *a* et *b*). Spore volumineuse unique, toujours placée au voisinage de l'une des deux extrémités (fig. 3 *c*), ainsi que Dobell (1908) l'a figuré pour *Spirillum monospora* du rectum des Crapauds. Motilité faible ou nulle, évidente seulement dans certaines con-

ditions ; organes moteurs non observés (1). Contenu plasmique invisible *in vivo*, granuleux après fixation et toujours dépourvu des inclusions volumineuses (grains métachromatiques) d'ordinaire si fréquentes chez les formes à vie libre. Après dessiccation légère, fixation à l'alcool absolu et coloration au Giemsa, on observe avant comme après la sporulation (fig. 3 *d* et *h*) un aspect fort curieux qui est sûrement un artefact : la masse plasmique paraît scindée en segments réguliers uniformément colorables, séparés par des espaces clairs. Il ne s'agit certainement pas de la « structure chambrée » décrite chez beaucoup de Spirilles et d'organismes similaires (voir Dobell 1912 et Gross 1912), mais plutôt d'une fragmentation nécrotique à l'intérieur de la membrane, due à l'affaissement de la spire à la surface du porte-objet ; de fait, ces Spirilles « séchés » ne sont plus spiraloïdes comme ceux fixés par voie humide ; ils sont *ondulés dans un plan*. On rencontre çà et là des individus enroulés 2 par 2 (fig. 3 *e* et *f*), ou même 3 ensemble ; il y a là simplement adhérence accidentelle de 2 hélices par engrenage. La longueur mesurée en ligne droite de l'une à l'autre extrémité, sans tenir compte de courbures, varie de 30 μ (individus courts) à 75 μ (individus longs) ; chez les exemplaires en voie de division, elle peut aller jusqu'à 100 μ. La largeur est comprise entre 3 et 3,5 μ. Taille moyenne de la spore 9 × 3 μ. Rectum des têtards d'Alyte et seulement dans la même station que *Bacillus camptospora*, mais plus rare.

d.) *Arthromitus batrachorum* n. sp.

Je rangerai provisoirement ce nouvel organisme dans le genre *Arthromitus* Leidy (1849) créé par cet auteur pour certaines Trichobactériacées pourvues de spores alternes, parasites de l'intestin des Iules ; ceci malgré certaines divergences de détail sur lesquelles je me réserve d'insister dans la suite. Son thalle filamenteux, non rameux, à croissance indéfinie, à contenu granuleux partagé en articles d'environ 3,5 μ de large sur 2 à 3 μ de hauteur, circulaires en coupe transverse, rappelle d'assez près le port de certaines Oscillariées ; mais il est incolore. De place en place, et sur certains thalles seulement, des cellules plus épaissies, à contenu très colorable (fig 4 *a*) font quelque peu saillie sur l'alignement des autres après la fixation ; on voit souvent, de chaque côté, des cellules claires dégénérées. Je pense qu'il s'agit là peut-être d'éléments vieillis

(1) Cette lacune provisoire dans mes observations, laisse planer quelque incertitude quant à la place systématique exacte de cette curieuse Spirillacée.

ou morts, tels que ceux qu'on observe chez beaucoup de Cyanophycées (les *Scytonema* par ex mple), éléments qui pourraient se trouver libérés par la rupture du thalle. La sporulation a lieu par voie endogène, avec une spore pour chaque cellule et d'une manière toute sporadique pour les cellules d'un thalle donné ; la spore est arrondie, circulaire en coupe transverse, mais très nettement ellipsoïde quand on l'aperçoit de profil (fig. 4 *b* et *c*). Elle est située à l'intérieur de la cellule avec une forte obliquité. Les ébauches sporales, d'abord sphériques et très petites, puis plus volumineuses (fig 4 *b*, *à gauche*), se colorent intensément par les méthodes à froid (hématoxyline ferrique par exemple), tandis qu'à matu-

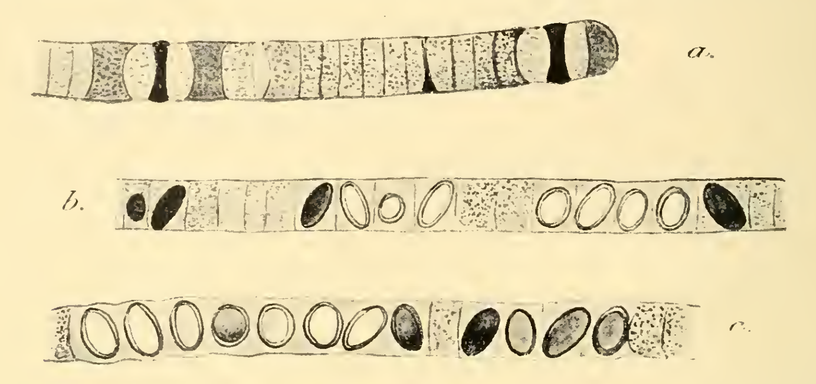


FIG. 4 *Arthromitus batrachorum* n. sp. (× 2.200). *a*, portion de thalle montrant une extrémité libre et des articles condensés (cellules mortes ?) entourés d'éléments clairs ; *b*, début de sporulation ; *c*, sporulation plus avancée (fixation au liquide de Bouin, coloration à l'hématoxyline ferrique).

rité complète, elles ne sont plus pénétrables qu'à chaud, comme chez les autres Bactéries. Rectum des têtards d'Alyte, en compagnie de *Bacillus camptospora* et de *Spirillum præclarum ;* trouvé aussi (ou une forme très voisine) dans l'intestin postérieur des larves de *Bufo calamita* LAUR. à Viarmes (Seine-et-Oise) (1).

II. RHIZOPODES.

a.) *Entamœba* (= *Löschia*) *ranarum* GRASSI.

La forme végétative et l'évolution sous kyste (évolution gamogonique ?) de cet Amœbien banal de l'intestin des Batraciens nous sont connues avec assez de précision depuis le travail de DOBELL (**1909**).

(1) Ces divers Schizophytes semblent bien être des espèces strictement parasitaires, quoique sans doute inoffensives ; je ne les ai jamais trouvées dans le milieu ambiant, ou dans l'estomac des têtards, autrement qu'à l'état de spores.

La division nucléaire au stade libre a été figurée une seule fois par cet auteur (fig. 55) en télophase ; mais, depuis lors, ALEXEIEFF (**1912** *a*, fig. VII 1 et 2) en a donné des représentations très exactes, métaphase et télophase, en prenant cet exemple pour type de la « mitose par étirement », ou *paratinomitose*, et niant en même temps l'existence comme tel du



FIG. 5. *Entamœba* (= *Löschia*) *ranarum* (GRASSI) × 1.500. *a*, *b*, *c*, *d*, divers stades de l'amitose et début de division du corps cytoplasmique (Pour cette figure et les suivantes, moins fig. 12, fixation au Bouin chaud ; coloration au fer). Remarquer, dans la figure *a*, la pseudo-centrodesmose ».

« centriole » signalé par CHATTON (**1910** *a*, p. 287) au repos et en prophase.

J'ai eu l'occasion d'observer, sur des exemplaires nombreux, à peu près tous les stades de la division simple du noyau et du cytoplasme ; l'idée essentielle qui se dégage de ces observations est celle d'une variabilité certaine dans les détails du processus selon les individus, variabilité qui dépend sans doute avant tout de la place exacte occupée par ces derniers dans le cycle évolutif.

On sait, d'une manière générale, que chez les Entamibes (par exemple *E. blattæ*, d'après MERCIER 1910) les divisions sont d'autant plus voisines de la mitose parfaite que l'on se rapproche davantage de la phase sexuée, comme s'il y avait en quelque sorte un perfectionnement progressif des détails morphologiques avant d'aboutir aux gamètes.

Dans tout mon matériel provenant des larves de Batraciens, donc sans doute composé à peu près uniquement de stades *jeunes*, c'est-à-dire très éloignés d'une période sexuelle future, j'ai rencontré d'une manière plutôt accidentelle la division nucléaire assez complexe indiquée par ALEXEIEFF : étirement du noyau en un fuseau *à pôles aigus*, formation de fibres fusoriales aux dépens du karyosome, etc. Dans la très grande

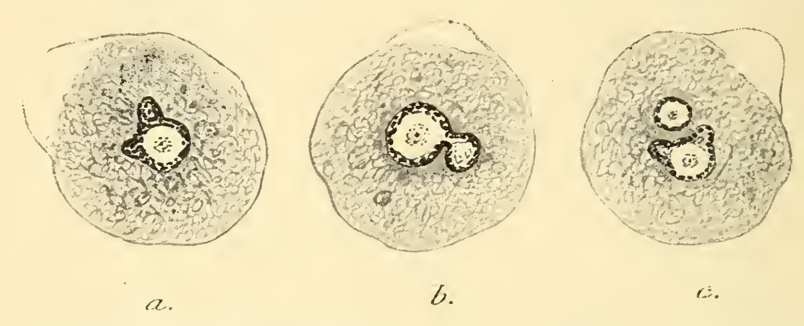


FIG. 6. *Entamœba* (= *Löschia*) *ranarum* (GRASSI) × 1.000. *a*, *b*, *c*, trois stades du bourgeonnement nucléaire sans bourgeonnement du karyosome.

majorité des cas, l'aspect était celui d'une amitose complète : le noyau devenant légèrement elliptique, puis en biscuit, puis en haltère, le karyosome (cause mécanique sans doute de toute la division) s'étire de la même façon, sans perdre à aucun moment son individualité, ni même sa structure granuleuse, sinon en sa région moyenne qui devient fibrillaire, comme dans le cas classique d'*Amœba crystalligera* GRUBER (fig. 5 *a* à *f*).

Un autre mode de division que j'ai constaté parfois et qui s'écarte beaucoup des faits jusqu'ici connus, consiste dans une sorte de bourgeonnement périphérique de la couche chromatinienne, sans bourgeonnement du karyosome. Le ou les diverticules qui sont ainsi formés s'isolent au sein du plasma et semblent régénérer un karyosome progressivement (fig. 6 *a* à *c*) ; ce serait là, au moins en partie, l'origine assez probable des amibes binucléées à noyaux contigus et souvent inégaux que j'ai rencontrés çà et là, en nombre plus ou moins grand, dans toutes mes préparations. Ce phénomène est comparable, en tenant compte toutefois de la différence essentielle des structures, à la formation des « bourgeons » sans

division du centrosome chez certains Héliozoaires, *Acanthocystis* et *Wagnerella*.

Quoi qu'il en soit, la division nucléaire sans division cytoplasmique, chez *Entamœba ranarum*, ne s'arrête pas au stade pourvu de 2 noyaux ; car on trouve sans difficulté dans le matériel abondant dont j'ai pu disposer, des amibes à 3, 4, 5 et 6 noyaux, ou même à 15, 20, 30 et davan-

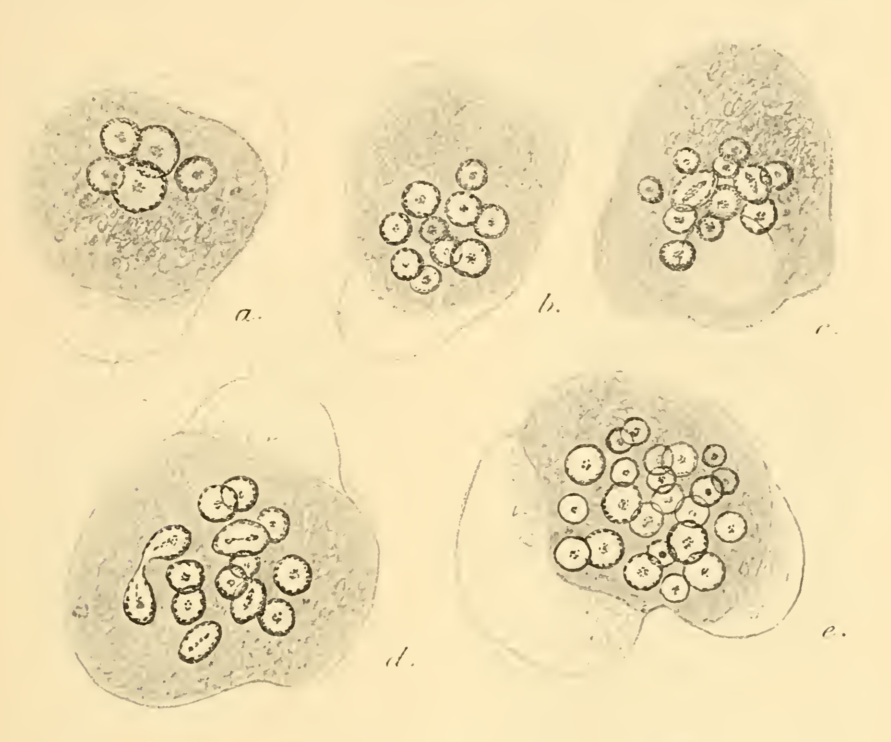


FIG. 7. *Entamœba* (= *Löschia*) *ranarum* (GRASSI) × 1.000. *a* à *e*, schizontes à divers stades de leur évolution ; remarquer en *c* et *d*, plusieurs noyaux en division. L'exemplaire de la figure *e*, contenait 28 noyaux, dont quelques-uns n'ont pu être représentés.

tage, avec tous les intermédiaires (fig. 7 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*). Si l'on compare ces noyaux à ceux des stades végétatifs uninucléés, on pourra constater une tendance à l'enrichissement progressif du karyosome en chromatine, ainsi qu'une diminution d'épaisseur (apparemment corrélative) de la couche périphérique. Leur taille est souvent inégale, mais, d'une manière habituelle, de plus en plus petite à mesure que leur nombre augmente. Ils proviennent de divisions binaires répétées et non synchroniques (fig. 7 *c*, *d*), peut-être aussi de bourgeonnements, sans que j'aie pu jamais saisir aucun indice en faveur de l'existence d'une division simultanée

multiple, comme celle autrefois indiquée par Schaudinn chez l'amibe non pathogène de l'intestin humain : *Entamœba coli*.

Ces grands stades multinucléés, dont l'existence avait passé jusqu'ici inaperçue, sont évidemment des schizontes ; ils se démembrent progressivement en schizontes plus petits, à noyaux moins nombreux (fig. 8 *a* à *d*), pour aboutir enfin à de vrais schizozoïtes pourvus d'un seul noyau (fig. 8 *e*). Il n'y a donc pas non plus plasmotomie multiple. De tels produits ultimes de la schizogonie aux stades végétatifs normaux, le passage est des plus faciles à concevoir (et à suivre en toutes ses étapes dans les préparations) par simple accroissement de taille et quelques modifications karyosomiennes.

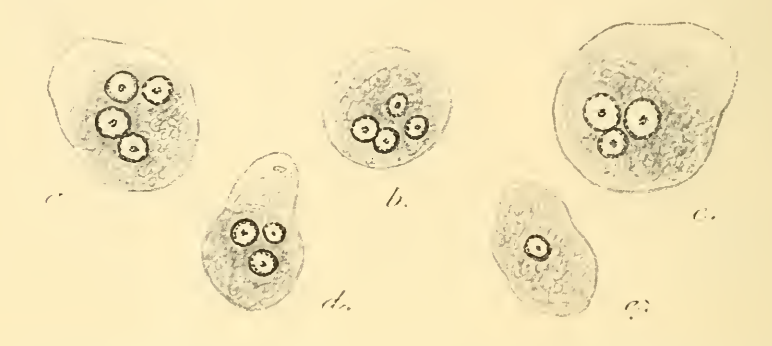


Fig. 8. *Entamœba* (= *Löschia*) *ranarum* (Grassi), × 1.000. *a* à *d*, petits schizontes résultant du démembrement des plus grands ; *e*, schizozoïte uninucléé.

J'ai usé pour ces recherches soit du contenu rectal des très petits têtards de *Bufo calamita* à Viarmes (Seine-et-Oise), lesquels étaient en général assez peu infestés, soit surtout de celui des têtards d'*Alytes* à *Bacillus camptospora*, à Selongey (Côte-d'Or). Toutes les préparations tirées de batraciens adultes ne m'ont jamais montré aucun stade schizogonique ; la division binaire y paraît le seul mode de multiplication.

b.) *Mastigina hylæ* (Frenzel).

Frenzel (**1892**) a signalé sous le nom de *Tricholimax hylæ* n. g. ; n. sp. un organisme rampant, à facies d'Amibe *limax*, mais pourvu d'un très court flagelle qui peut quelquefois manquer chez certains exemplaires. Cet organisme fut trouvé dans l'intestin postérieur des larves de *Hyla pulchella* de la République Argentine ; il mesure 80 μ. R. Goldschmidt (**1907**), faisant la révision critique des Mastigamœbiens, l'inclut avec

raison dans le genre *Mastigina* FRENZEL, dont il ne se distingue pas au point de vue cytologique.

J'ai trouvé ce Rhizopode qui n'avait pas été revu (à ma connaissance du moins) depuis sa description première, à la fois chez les têtards de *Bufo calamita*, à Viarmes et chez ceux d'*Alytes*, à Selongey, en 5 ou 6 stations diverses, chez presque tous les exemplaires et souvent en abondance.

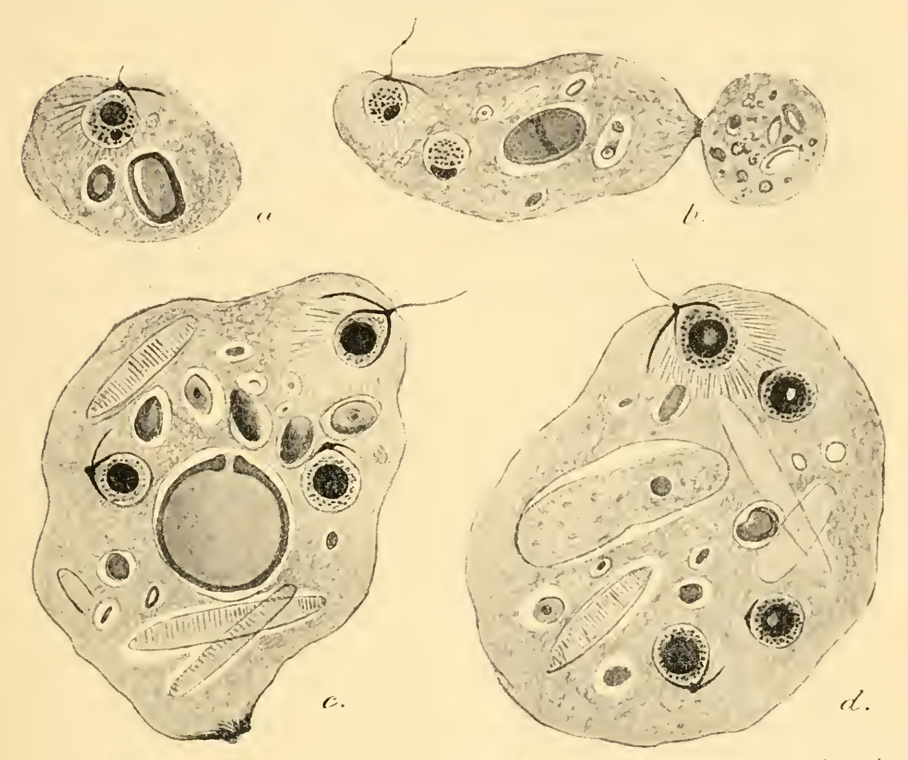


FIG. 9. *Mastigina hylæ* (FRENZEL) × 1.000. *a*, *b*, *c*, *d*, individus à 1, 2, 3 et 4 noyaux, renfermant des proies variées ; en *b*, étranglement du cytoplasme isolant un corps de déchet (défécation par plasmoptyse) ; en *c*, bourrelet postérieur sidérophile, représentant le point de cicatrisation.

Je crois bien l'avoir vu aussi, il y a quelques années, aux environs de Cette et de Montpellier, dans des larves d'Anoures que je n'ai point déterminées.

Les stades à 1 noyau, que l'on doit considérer pourtant comme stades végétatifs normaux, sont ici plutôt rares ; chez le plus grand nombre des individus (environ 75 %), on observe deux noyaux égaux, mais dont l'un seulement (en position marginale constante) est en rapport avec le fouet. Leur structure est celle de « protokaryons », typiques, au sens de CHATTON (**1910** *b*), avec gros karyosome central sphérique, massif

et très colorable, parfois pourvu d'une vacuole (fig. 9 *a* et *d*). Tout l'espace périphérique est rempli par un très fin réseau alvéolaire, acidophile, avec granules oxychromatiques aux points nodaux ; ce réseau se contracte après la fixation autour du karyosome, ne conservant contact avec la membrane nucléaire que dans des cas heureux, en général, exceptionnels (par exemple fig. 9 *c*).

Les amibes à 3, 4 et même 6 noyaux ne sont pas rares non plus (fig. 9 *c*, *d* et fig. 10 *c*) bien qu'en nombre beaucoup plus restreint que les stades binucléés, et il n'y a, dans ces cas aussi, jamais plus d'une flagelle. Le noyau flagellifère, et lui seul est toujours entouré d'alvéoles étirées formant autour de lui comme un halo d'irradiations tout à fait comparable à celui découvert et décrit par PRANDTL autour des noyaux sexuels dans la conjugaison, chez *Didinium nasutum* (**1906**). Je l'interprète comme une zone d'orientation cytoplasmique due à la traction du flagelle inséré sur le noyau. La membrane nucléaire elle-même est étirée en cône par son pôle apical en contact avec la paroi du corps, et pour la même raison. En ce point, on observe aussi une sorte de cape sidérophile revêtant la membrane et très inégalement développée selon les individus ; je la crois homologue à celle étudiée par PÉNARD (**1909**) chez d'autres Mastigamibes, *Mastigina spicata* et *Mastigina lacustris*. Elle équivaut peut-être aussi à la « plaque basale » des *Monas* (voir NÄGLER **1912**).

Tout en haut de cette cape qui peut d'ailleurs manquer (par exemple fig. 9 *b*), se trouve le *cône centrosomien* en continuité directe avec l'axe du flagelle. Ce cône est souvent peu net et montre des tendances à se confondre avec la cape, laquelle d'ailleurs ne représente sans doute qu'une expansion de sa substance. Au niveau inférieur du cône, on voit s'en détacher toujours latéralement un « *appareil d'ancrage* » incurvé en faucille, très coloré au fer et paraissant remplir le même rôle physiologique que les curieuses « racines » simples ou multiples, à parcours sinueux et quelquefois rameuses, observées par GOLDSCHMIDT (**1907**) chez *Mastigina setosa*.

Les noyaux non flagellifères peuvent présenter souvent les différentes parties de l'appareil centrosomien (cape, cône basilaire et ancre) plus ou moins développées, comme à l'état d'ébauches préparées pour le flagelle qu'ils porteront dans l'avenir. Car, par analogie avec le cas des Entamibes (voir plus haut), j'incline à considérer les individus à noyaux multiples comme étant des schizontes.

Les stades de division des noyaux et du plasma m'ont paru extrême-

ment rares, eu égard au nombre très grand des exemplaires observés et fixés à des heures diverses. Un stade fort net de prophase (fig. 10 *b*) montre cependant d'une manière suffisante la division très précoce du karyosome dont les 2 moitiés sont unies par un fuseau achromatique ; ces moitiés sont des « corps polaires » si typiques de la *promitose*. La chromatine périphérique, beaucoup plus abondante qu'à l'état de repos (voir

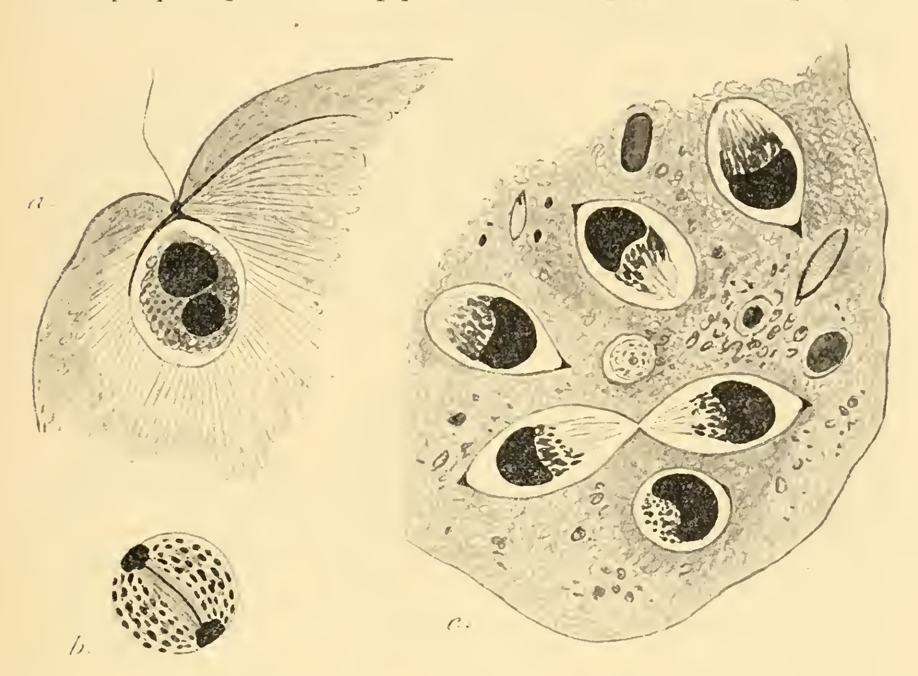


FIG.10. *Mastigina hylæ* (FRENZEL) × 2.200. *a*, noyau à karyosome fragmenté, cône centrosomien, coiffe et ancre ; radiation cytoplasmique ; *b*, noyau en division (prophase) avec moitiés du karyosome unies par une centrodesmose (?) ; *c*, portion d'un grand exemplaire montrant les 6 noyaux, dont 2 encore unis (télophase). *Les 3 noyaux du haut*, dans cette dernière figure, *ont été rapprochés entre eux et par rapport aux autres, pour pouvoir être figurés.*

les Amibes *limax*) est groupée tout autour et formera sans aucun doute, à un stade ultérieur, la plaque équatoriale. En télophase (fig 10 *c*, *en bas*), on voit encore cette chromatine sous forme de traînées plus ou moins irrégulières, gagnant les pôles du fuseau à la suite des corps polaires ; après la séparation (fig. 10 *c*, *noyaux du haut*), elle est massée sur la face plane ou concave du karyosome, en un point opposé au cône centrosomien. Ce dernier se partage sans doute dès le début de la division (je n'ai malheureusement pas pu l'étudier en prophase) et il occupe en télophase les 2 pointes du fuseau. Je ne sais encore si l'on doit interpréter comme reconstitution après la division, ou comme simple fragmentation, les

quelques stades de repos à 2 karyosomes (d'ordinaire inégaux : fig. 10 *a*) rencontrés çà et là. J'avoue pencher plutôt pour la seconde hypothèse.

A un moment déterminé (et c'est en général au stade à 2 noyaux), le Mastigamœbien s'enkyste et, prenant la forme sphérique, s'entoure d'une couche épaisse de sécrétion gélatineuse atteignant 2 à 3 μ. Le diamètre moyen du kyste, mesuré sur l'extérieur, est de 25 à 28 μ, la largeur de la cavité, ou diamètre intérieur étant d'environ 20 μ. Observé *in vivo*, le

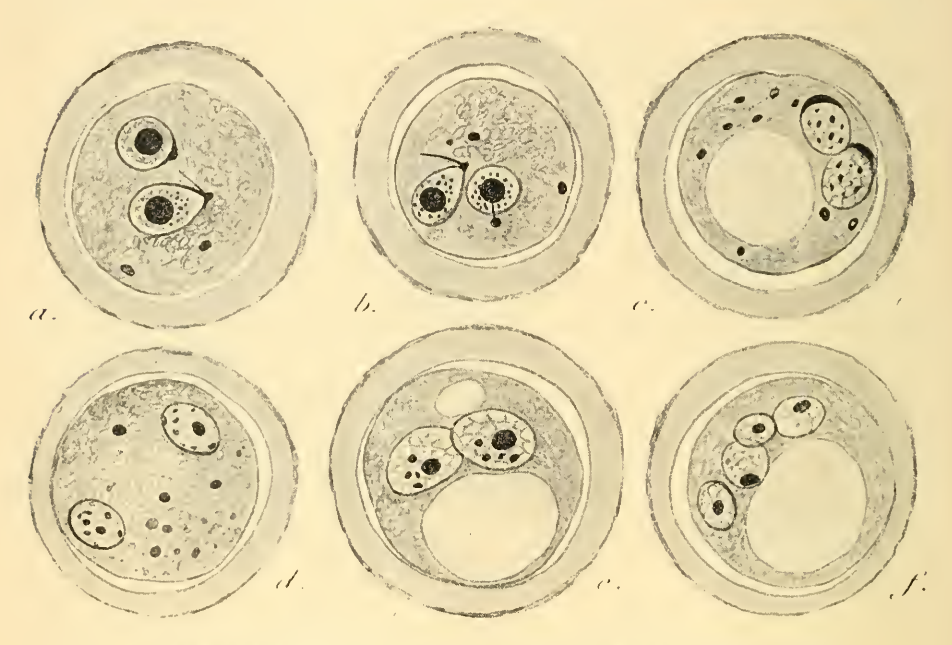


Fig. 11. *Mastigina hylæ* (Frenzel) × 1.500. *a à f*, divers stades des kystes à 2, puis à 4 noyaux.

corps protoplasmique l'occupe presque en entier ; mais, une fois fixé, il subit d'ordinaire une assez forte rétraction causant un vide artificiel (fig. 11 *a* à *f*). Grâce à cette paroi épaisse, à surface toujours visqueuse, ces stades se distinguent sans peine à la fois des kystes d'Opalines qui ont à peu près même grosseur et des kystes d'Entamibes que je n'ai du reste jamais vus chez les larves de Batraciens.

Dans les kystes formés récemment, les noyaux montrent encore la forme typique en poire et des vestiges plus ou moins nets de l'appareil centrosomien qui, plus tard, semble régresser. Des « chromidies » (ici assez peu développées) sont émises dans le cytoplasma aux dépens des karyosomes (fig. 11 *a* et *b*), comme Prowazek l'a constaté pour le cas des Entamibes (**1912**, fig. *h*, p. 245) ; il naît plus ou moins tôt une énorme vacuole

dont la présence n'est d'ailleurs pas constante, et les noyaux subissent des remaniements profonds (phénomènes précurseurs de la maturation ?) dont le détail m'échappe quant à l'ordre précis des stades (fig. 11 *c*, *d*, *e*). Dans les kystes plus âgés (fig. 11 *f*), on observe 4 noyaux ayant la même structure que ceux des kystes à 2 noyaux dans les derniers stades figurés et c'est en cet état qu'ils paraissent d'ordinaire émis dans le milieu extérieur, avec les excréments. J'ignore de la façon la plus complète ce qui se passe en suite.

On voit par ce court exposé l'intérêt qu'il y aurait à approfondir la question (ce que je compte d'ailleurs faire moi-même très prochainement), tant pour la connaissance générale des Mastigamœbiens eux-mêmes, sur le cycle desquels nous ne savons absolument rien en dehors du travail de GOLDSCHMIDT (1907) déjà déclaré suspect à diverses reprises (1), que pour l'étude possible des relations phylogéniques entre Amibes libres ou parasites et Rhizomastigines.

III. FLAGELLÉS.

Bien que je ne me sois pas attaché d'une façon particulière à l'étude de ces organismes, je signalerai en passant, parmi les formes rencontrées, celles qui présentent quelque intérêt : *Chilomastix Caulleryi* ALEXEIEFF se trouvait d'ordinaire, en assez grande abondance, à la fois chez les larves de *Bufo calamita* prises à Viarmes et chez les têtards d'*Alytes* à Selongey. Il était associé dans la plupart des exemplaires à la faune banale des Anoures : *Hexamitus intestinalis* DUJARDIN (= *Octomitus Dujardini* DOBELL), *Octomitus intestinalis* PROWAZEK, *Monocercomonas bufonis* DOBELL, etc. J'ai rencontré aussi ce dernier Flagellé, en nombre prodigieux et à l'état à peu près pur, chez plusieurs *Molge palmata* SCHNEIDER pris à Viarmes également. Le curieux diplozoaire à facies de *Lamblia*, *Giardia agilis* KÜNSTLER, n'était pas rare non plus dans les têtards d'Alyte, mais en une seule station ; il n'était accompagné là d'aucun autre Flagellé.

IV. INFUSOIRES.

Opalina cincta n. sp.

Cette espèce rencontrée à Viarmes, chez plusieurs exemplaires de *Bufo vulgaris* LAUR., dans une station où vivaient aussi des *Rana*

(1) Voir en particulier : ALEXEIEFF (1912 *b*), après HARTMANN (1990).

abondamment parasités par *Opalina ranarum* Ehrg., se distingue fort aisément de toutes les espèces signalées jusqu'ici chez nos Batraciens indigènes et, parmi les formes exotiques, celle à laquelle elle ressemble le plus paraît être *O. lata* Bezzenberger, de *Rana limnocharis* Wigm. Elle est remarquable surtout par la largeur exceptionnelle de son limbe ectoplasmique qui semble être une auréole, par son endoplasme très sombre

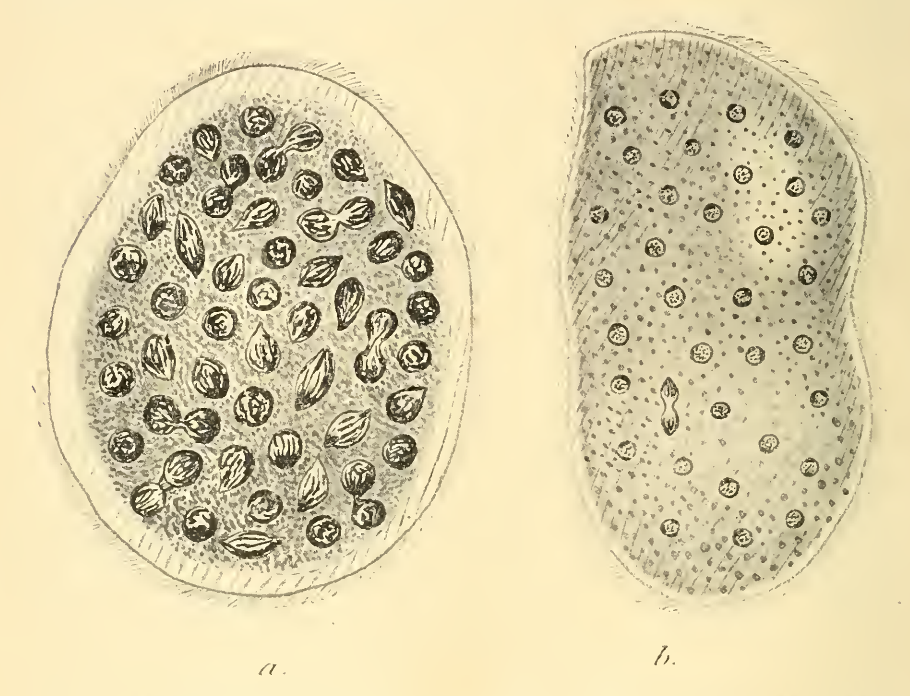


Fig. 12. *a*, *Opalina cincta* n. sp. ; espèce à large ectoplasme et noyaux volumineux, très serrés ; *b*, *Opalina ranarum* Ehrg., provenant d'une *Rana* (même station) et dessinée au même grossissement comme objet de comparaison (× 500 ; *chambre claire*) ; Carmin boracique, après fixation à chaud par le liquide de Bouin.

et ses nombreux noyaux serrés les uns contre les autres, presque toujours en division. Leur diamètre au repos est d'environ 9 μ, contre 6 à 7 μ chez *Opalina ranarum* (voir fig. 12 *a* et *b*). Par sa structure cytologique et en particulier par les détails de la mitose, cette nouvelle espèce paraît intermédiaire entre les Opalines à noyaux nombreux du type *O. ranarum* et celles à 2 noyaux, du type *O. intestinalis*.

J'ai trouvé d'autre part des exemplaires libres et des kystes d'*Opalina dimidiata* Stein (ou plutôt de *O. ranarum* difficile à identifier au stade jeune), à la fois chez *Alytes* et chez *Bufo calamita* larvaires, tandis que les têtards de *Pelobates cultripes* des environs de Montpellier renferment

exclusivement l'Opaline à 2 noyaux, *O. intestinalis* STEIN. Cette dernière pullulait aussi chez deux exemplaires ♀ adultes de *Bombinator igneus* LAUR. capturés à Selongey, occupant la région rectale, tandis que l'anse duodénale de ces mêmes Batraciens était à peu près obstruée par une population compacte de *Balantidium elongatum* STEIN, dont l'hôte le plus habituel est *Molge palmata*. J'ai observé de plus ce bel Hétérotriche, mais toujours en petit nombre, à Viarmes et à Montpellier, chez *Rana esculenta*, hôte déjà signalé par STEIN (1867).

Enfin, pour l'espèce très commune qu'est *Nyctotherus cordiformis* EHRG., j'ai noté le fait suivant : chez la presque totalité (soit 92 %) des jeunes larves de *Bufo calamita* de Viarmes contenant cet Infusoire, il s'est trouvé un nombre notable d'exemplaires ex-conjugués, fort aisément reconnaissables par les fragments d'ancien noyau qui encombrent le cytoplasme et aussi par la présence du curieux spirème chromatique, *pelotonné et déroulable*, qui constitue le noyau jeune (1). Comme STEIN, de son côté, se trouve avoir vu des stades semblables d'une manière exclusive chez des *Rana esculenta* très jeunes, en cours de métamorphose ou l'ayant à peine achevée (1867, p. 342), il est presque hors de doute que la conjugaison a lieu chez les têtards seulement, de suite après l'ingestion des kystes propagateurs. Des expériences d'infestation que je poursuis en ce moment, à l'aide de ces mêmes kystes, auront, j'espère, pour résultat de montrer l'existence chez un Infusoire vrai (à macro et micronucléus typiques) d'une localisation précise des phénomènes sexuels, semblable à celle rencontrée dans le cycle des Opalines et aussi des Entamibes, ce phénomène de convergence étant sans aucun doute l'effet d'une adaptation parallèle à la vie parasitaire.

INDEX DES AUTEURS CITÉS

1912 *a*. ALEXIEFF (A.) Sur les caractères cytologiques et la systématique des Amibes du groupe *limax*, etc. (*Bull. soc. Zool.* Paris. T. XXXVII, nº 2).

1912 *b*. — Quelques remarques complémentaires sur la systématique des Amibes du groupe *limax* (*ibid.* T. XXXVII, nº 4).

1904. BEZZENBERGER (E.). Uber Infusorien aus asiatischen Anuren (*Arch. f. Protistenk.* Bd. III).

(1) Voir les figures de STEIN (1867, pl. XV, fig. 7 à 9), et aussi celles de SCHNEIDER (1886, pl. XXI-XXII) ; ces auteurs ne représentant qu'une partie de l'évolution.

1910 *a*. CHATTON (E.). Protozoaires parasites des branchies des Labres : *Amœba mucicola* CHATTON, *Trichodina labrorum* n. sp. (Arch. zool. exp. [5] T. V., nº 5).

1910 *b*. CHATTON (E.). Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amœbiens. Faits et théories. (*Arch. zool. exp.* [5] T. V, nº 6.)

1908. DOBELL (C. C.). Note on some parasitic Protists (*Quart. Journ. micr. Sc.* Vol. LII).

1909. — Researches on the intestinal Protozoa of Frogs and Toads (*ibid.* T. LIII).

1911. — Contributions to the Cytology of the Bacteria (*ibid.* T. LVI).

1912. — Researches on the Spirochæts and related Organisms (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XXVI).

1892. FRENZEL (J.). Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. I Die Protozoen. 1. u. 2 Abth. (*Bibl. zoologica*, Heft 12).

1907. GOLSDCHMIDT (R.). Lebensgeschichte der Mastigamœben *Mastigella vitrea* n. sp. und *Mastigina setosa* n. sp. (*Arch. f. Protistenk.* Suppl. Bd. I.)

1912. GROSS (J.). Ueber Systematik, Struktur und Fortpflantzung der *Spironemacea* (*Centralbl. f. Bakt.* I. Abth. Orig. Bd. LXV).

1909. HARTMANN (M.). Polyenergide Kerne (*Biol. Centralbl.* Bd. XXIX).

1849. LEIDY (J.). Descriptions of a new genera and species of Entophyta (*Proc. A. N. S. Philadelphia.* Vol. IV).

1910. MERCIER (L.). Contribution à l'étude de l'Amibe de la Blatte (*Entamœba blattæ* BUTSCHLI) (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XX).

1912. NÄGLER (K.). Ueber Kerntheilung und Fortpflanzung von *Monas gelatinosa* n. sp. (*Arch. f. Protistenk*, Bd. XXVII).

1909. PÉNARD (E.). Sur quelques Mastigamibes des environs de Genève (*Rev. Suisse Zool.* Vol. XVII).

1906. PRANDTL (K.). Die Konjugation von *Didinium nasutum* (*Arch. f. Protistenk.* Bd. VII).

1912. PROWAZEK (S. v.). Weiterer Beitrag zur Kenntniss der Entamœben. VI (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XXVI).

1902. SCHAUDINN (F.). Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. I. *Bacillus Bütschlii* n. sp. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. I).

1886. SCHNEIDER (A.). Fragments sur les Infusoires (*Tablettes zool.* Poitiers, T. I).

1867. STEIN (F.). Der Organismus der Infusionsthiere; II Abth. 2. (Leipzig, W. Engelmann) : Naturgeschichte der Heterotrichen Infusorien.

VIII

VARIATIONS CHEZ *PANORPA COMMUNIS* L. ET CHEZ *PANORPA GERMANICA* L.

PAR

L. MERCIER

Chef des travaux de Zoologie à la Faculté des Sciences de Nancy

Reçu le 27 Mars 1913.

Au cours de recherches que je poursuis depuis plusieurs années sur les Panorpes de la région Lorraine, j'ai éprouvé des difficultés au sujet de la détermination (1) de certains exemplaires par suite de la variabilité de plusieurs caractères utilisés par les taxinomistes. J'ai été ainsi conduit à étudier les variations que présentent deux formes communes, *Panorpa communis* L. (2) et *Panorpa germanica* L. (3), et je consigne brièvement les principaux résultats de mes observations dans cette note préliminaire.

Comme l'ont montré les travaux de LANG sur les *Helix*, de FAGE sur le Rouget, de DELCOURT sur les Notonectes, de NEUBAUR sur les *Cyclops*, de telles recherches présentent un grand intérêt au point de vue de la compréhension de la notion d'espèce ; elles permettent de se rendre compte du degré de fixité des caractères utilisés pour la détermination, de voir si leur évolution est terminée, et dans le cas contraire de rechercher le sens de leur orthogénèse.

VARIATION DANS LE DESSIN DES AILES CHEZ *P. communis*.

Parmi les caractères utilisés pour la diagnose de *P. communis*, les auteurs (BRAUER, ROSTOCK, etc.) signalent la présence sur les ailes antérieures, d'une large bande anguleuse d'un noir brunâtre qui s'étend du ptérostigma au bord postérieur de l'aile.

GIRARD **(1879)** a fait au sujet de cette bande une remarque qui, si

(1) Je remercie vivement le P. L. NAVAS, le savant spécialiste en Névroptères qui a dressé le catalogue des Panorpides des collections du Muséum, dont j'ai mis plusieurs fois la science à contribution.

(2) Sous ce nom, je comprends également la forme *P. vulgaris* IMHOFF (= *P. communis* var. *diffinis* M'L.).

(3) *Panorpa germanica* L. = *P. montana* BR.

elle était exacte, présenterait un certain intérêt ; en effet, il note dans son traité d'Entomologie (T. II, p. 405) que la bande transverse est « souvent fourchue au bord interne chez la femelle ». D'après cet auteur, on pourrait donc admettre que cette particularité, sans être un caractère absolu, se rencontre uniquement chez les femelles.

Or, j'ai capturé de nombreux mâles de *P. communis* qui présentent sur chacune des ailes antérieures une bande transverse fourchue ; chez d'autres (fig. 1), la bande est fourchue seulement sur l'une des ailes. D'autre part, de l'accouplement de mâles et de femelles de *P. communis* présentant la bande transverse fourchue sur chacune des ailes antérieures, j'ai obtenu un mâle ne présentant pas de fourche, et une femelle avec bande fourchue seulement sur une aile.

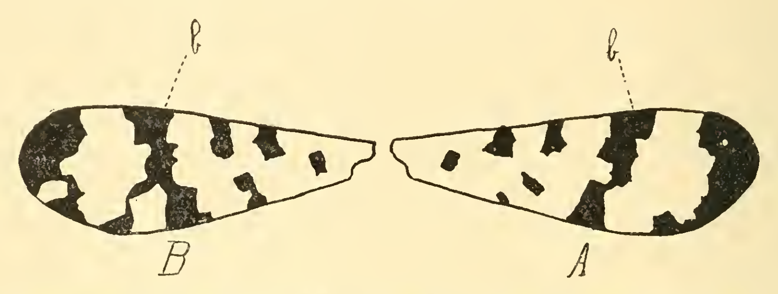


Fig. 1. Ailes antérieures d'un mâle de *P. communis*. *A*, aile droite, la bande transverse (b) n'est pas fourchue à son bord postérieur. *B*, aile gauche, la bande transverse (b) est fourchue à son bord postérieur.

En présence de ces faits, on est amené à conclure que la fourche de la bande transverse se rencontre aussi bien chez les mâles que chez les femelles ; que chez un même individu, elle peut exister sur une aile et ne pas exister sur l'autre. Dans l'état actuel de la question, il semble donc difficile d'attacher une signification précise à ce détail de dessin alaire présenté par *P. communis*.

Anomalie de coloration du dernier segment de l'abdomen chez *P. communis*.

Chez le mâle de *P. communis* le dernier segment de l'abdomen avant la pince (cinquième segment pour les uns, sixième pour les autres) est donné par les auteurs comme étant entièrement noir ou faiblement bordé de jaune à son bord postérieur. Or, j'ai capturé, en août 1911, un certain nombre de mâles de *P. communis* chez lesquels ce segment offre une teinte rougeâtre très prononcée qui attire immédiatement l'attention.

On connaît déjà, chez les Insectes, de nombreux exemples analogues d'anomalies de coloration, et tout dernièrement G. Goury (1912) en a signalé un du même ordre chez un Hyménoptère du genre *Macrocephus*. L'auteur a constaté que « chez certains individus, les premiers segments de l'abdomen, ainsi que les hanches postérieures et presque tous les segments ventraux, au lieu d'être d'un noir profond, offrent une teinte rougeâtre très prononcée ». Il pense que cette coloration insolite, qui affecte toujours les mêmes parties du corps, présente tous les caractères d'une véritable « aberration », et que les individus ainsi colorés ne sont pas tout simplement, comme on l'admet généralement, des imagos « immatures ».

Je me range volontiers à la façon de voir de Goury en ce qui concerne l'explication à donner de l'anomalie de coloration que je viens de signaler chez des mâles de *P. communis*. En effet, en consultant mes notes d'élevage pour l'année 1912, je constate, par exemple, qu'un mâle éclos le 17 juillet (1) avec un cinquième segment abdominal coloré en brun roux présente encore cette même coloration anormale à sa mort survenue le 16 août ; ce mâle s'est accouplé dès le 20 juillet, c'est-à-dire trois jours après l'éclosion. Cette observation suffit à démontrer que l'anomalie que je viens de signaler peut être indépendante du degré de maturité de l'imago.

Est-il possible de donner une explication de cette coloration insolite ? On sait que beaucoup des fluctuations de couleurs présentées par les Insectes sont en rapport avec des variations dans la chaleur et l'humidité. Or, il est à noter, d'une part, que parmi les nombreux mâles de *P. communis* que j'ai capturés je n'ai constaté la coloration anormale du cinquième segment abdominal que sur des individus recueillis au mois d'août 1911, c'est-à-dire de seconde génération (2).

D'autre part, l'été de 1911 a été particulièrement sec et chaud en Lorraine. On peut donc supposer que ces deux facteurs, sécheresse et chaleur, ont agi sur les processus formatifs des couleurs et ont déterminé cette fluctuation.

Anomalies dans la nervation des ailes chez *P. communis* L. en chez *Panorpa germanica* L.

Parmi les espèces du genre *Panorpa* connues en France, il en est deux très communes : *P. communis* et *P. germanica ;* elles se ressemblent beau-

(1) La coloration du cinquième segment abdominal était normale chez les parents.

(2) *P. communis* présente deux générations par an ; les individus de la première génération apparaissent fin avril.

coup, vivent dans les mêmes stations et se rencontrent aux mêmes époques de l'année (fin avril à septembre). D'après GIRARD, certains auteurs auraient même considéré *P. germanica* comme une variété de *P. communis ;* mais on admet aujourd'hui (RAMBUR, BRAUER, ROSTOCK, NAVAS, LAMEERE, LACROIX, etc.) que ce sont deux formes bien distinctes constituant chacune une espèce.

L'étude de nombreux exemplaires de *P. communis* et de *P. germanica* m'a permis de relever un certain nombre d'anomalies dans la nervation des ailes. De telles anomalies sont fréquentes chez les Insectes ; néanmoins, je crois devoir consigner les observations que j'ai faites sur les Panorpes, car ainsi que GIARD **(1895)** l'a fait remarquer : « L'étude des cas tératologiques de la nervation chez les Insectes présente un intérêt considérable au point de vue de la philosophie biologique. Il importe de ne pas laisser perdre des documents que la nature nous fournit ainsi d'une façon exceptionnelle ».

Dans cette note, je m'occuperai tout particulièrement des dispositions que peut présenter, chez *P. communis* et chez *P. germanica*, un rameau secondaire du secteur de la nervure radiale. LAMEERE **(1900),** dans son Manuel de la faune de Belgique, utilise dans sa clef dichotomique, un caractère tiré du fait qu'un rameau secondaire du secteur de la nervure radiale est deux fois (*P. communis, P. vulgaris*) ou une fois (*P. germanica, P. cognata*) fourchu après le ptérostigma. Or, ce caractère n'est pas absolu.

P. COMMUNIS. Sur 58 *P. communis* examinées (28 femelles et 30 mâles), j'ai constaté que chez 48 exemplaires (22 femelles et 26 mâles) les ailes antérieures présentent bien un rameau secondaire du secteur de la nervure radiale deux fois fourchu après le ptérostigma (fig. 2 : A) ; mais chez 10 autres individus, j'ai relevé les anomalies suivantes :

1o Le rameau secondaire est deux fois fourchu sur une aile et seulement une fois sur l'autre (fig. 2 : B, constaté sur 2 femelles).

2o Sur chacune des deux ailes, le rameau secondaire est seulement une fois fourchu (fig. 2 : C, constaté sur 3 mâles et 2 femelles).

3o La seconde fourche se trouve tantôt sur la ramification supérieure, tantôt sur la ramification inférieure (fig. 2 : D, constaté sur 1 mâle).

4o Chez un même individu, le rameau secondaire est normal sur une aile et présente sur l'autre une complication du fait que chacune des ramifications est fourchue (fig. 2 : E, constaté sur 2 femelles).

P. GERMANICA. Sur 65 *P. germanica* examinées (33 femelles et 32 mâles), le rameau secondaire du secteur de la nervure radiale présente bien chez 59 exemplaires (30 femelles et 29 mâles) la disposition donnée comme

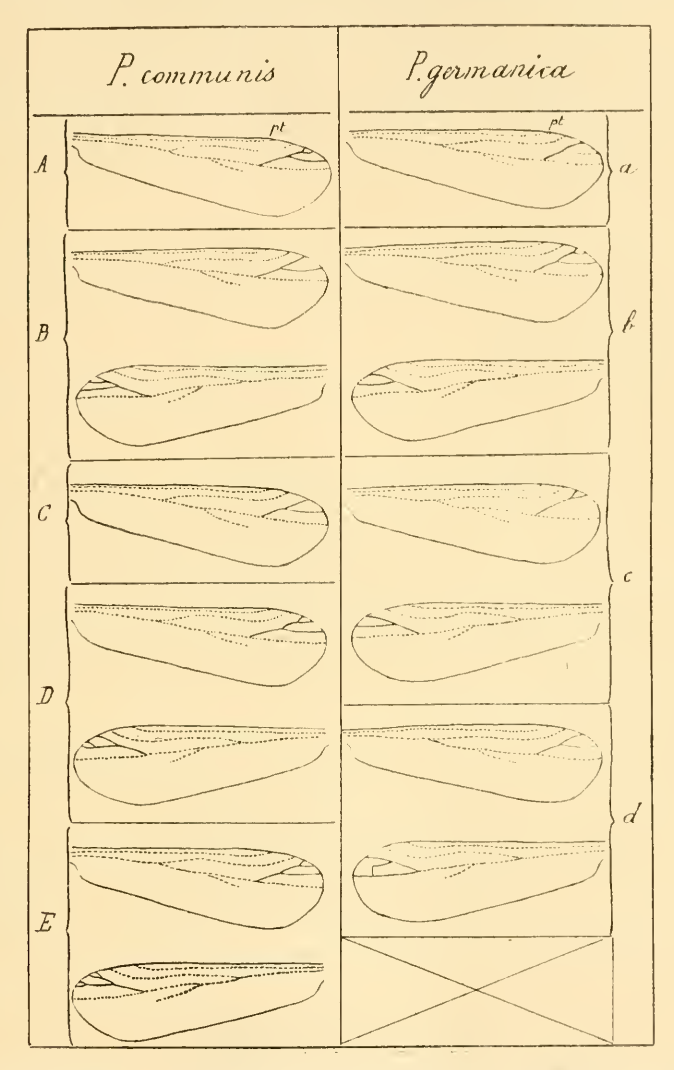


FIG. 2. Tableau schématique des anomalies de nervation relevées chez *P. communis* et chez *P. germanica*. Le rameau secondaire du secteur de la nervure radiale étudié est seul représenté en trait plein ; *pt*, ptérostigma.

P. communis. *A*, type normal ; *B*, première anomalie (l'aile droite est anormale, l'aile gauche est normale). *C*, deuxième anomalie (l'aile droite seule est représentée ; les deux ailes sont du type *P. germanica*). *D*, troisième anomalie (noter la situation de la seconde bifurcation du rameau de l'aile gauche). *E*, quatrième anomalie (noter sur l'aile gauche une bifurcation supplémentaire).

P. germanica. *a*, type normal ; *b*, première anomalie (l'aile droite est anormale et du type *P. communis* ; l'aile gauche est normale). *c*, deuxième anomalie (noter le point de naissance de la bifurcation sur les deux ailes). *d*, troisième anomalie (l'aile droite est normale, l'aile gauche anormale).

normale par Lameere (fig. 2 : *a*) ; mais chez les 6 autres, j'ai constaté les anomalies suivantes :

1° Le rameau secondaire est normal sur l'une des ailes ; sur l'autre, il est deux fois fourchu après le ptérostigma, comme chez *P. communis* (fig. 2 : *b*, constaté sur 2 femelles et sur 2 mâles).

2° Chez un même individu, le point où naît la bifurcation qui donne la fourche n'occupe pas la même position sur les deux ailes, ce qui fait que les branches de la fourche sont plus ou moins longues. (fig. 2 : *c*, constaté sur 1 mâle).

3° Le rameau secondaire est normal sur l'une des ailes tandis que sur l'autre l'une des branches de la fourche n'atteint pas le bord de l'aile et se raccorde par une nervure transverse à un autre rameau (fig. 2 : *d*, constaté sur 1 femelle).

Ces observations montrent que le rameau secondaire en question présente chez *P. communis* et chez *P. germanica* des anomalies notables et relativement fréquentes.

D'autre part, si l'on compare entre elles les deux colonnes du tableau donné figure 2, on voit que des *P. communis* (5 sur 38) présentent sur les deux ailes une nervation du type *P. germanica* ; que *P. communis* et *P. germanica* présentent une anomalie de nervation absolument identique, puisque chez l'une (B) comme chez l'autre (*b*) de ces deux espèces on rencontre des exemplaires dont l'une des ailes est du type *P. communis* et l'autre du type *P. germanica.*

En présence de ces faits, on est amené à conclure que le mode de ramification du rameau secondaire n'a pas la valeur d'un caractère absolu permettant à coup sûr de différencier les deux espèces.

Conclusion. — En résumé, certains des caractères utilisés pour la détermination de *P. communis* et de *P. germanica* ne sont pas d'une fixité absolue ; je me propose d'étudier, par des élevages méthodiques, les limites et l'importance des variations qu'ils présentent.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1857. Brauer *Neuroptera austriaca.* (Carl Gerold's Sohn, Wien.)

1895. Giard. Sur un exemplaire chilien de *Pterodela pedicularia* L. à nervation doublement anormale. (*Actes de la Soc. Scientif. du Chili*, T. V., p. 19.)

1879 Girard. Traité élémentaire d'Entomologie. Paris, Baillière.

1912 Goury. Etude comparative entre le *Macrocephus xanthostomus* Ev. et le *M. linearis* Schrk. (Hym.). (*Feuille des Jeunes Naturalistes* [V.-S.] 42e A. p. 142.)

1912. Lacroix. Contribution à l'étude des Névroptères de France. (*Feuille des Jeunes Naturalistes* [V. S.] 42e A. p. 165.)

1900. Lameere. Manuel de la faune de Belgique. Bruxelles. Lamertin.

1909. Navas. Catalogue des Panorpides des collections du Muséum. (*Bull. du Mus. Hist. Nat.* T. 15, p. 526.)

1842. Rambur. Histoire naturelle des Insectes Névroptères. (*Suites à Buffon. Paris,* Roret, p. 328.)

1887. Rostock. *Neuroptera germanica.* (*Sonderabdruck aus dem Jahresb. d. Vereins f. Naturkunde zu Zwickau.*)

TABLE SPÉCIALE DES NOTES ET REVUE

1913. — Tome 51.

Articles originaux

Les directeurs-gérants :
G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Paru le 25 *Avril* 1913.

Fontenay-aux-Roses. — Imp. L. BELLENAND. — 22.409

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 51, p. 1 à 457, pl. I à VI
25 Novembre 1912

ÉTUDE MONOGRAPHIQUE

SUR LES

ACINÉTIENS

II (1)

Morphologie, Physiologie, Systématique

PAR

BERNARD COLLIN

Chef des travaux à la Station Zoologique de Cette

SOMMAIRE :

(1) La première partie a paru dans ces Archives, 5e série, Tome VIII, 1911.

INTRODUCTION

§ I. — Plan et but de ce travail.

Entre tous les groupes de Protistes, celui des *Acinètes* (Infusoires tentaculifères ou Suceurs) est peut-être actuellement l'un des plus négligés; si l'on songe, en effet, que depuis l'admirable chapitre consacré par BÜTSCHLI (1889) à l'étude de ces organismes, dans les *Protozoa* du « Bronn's Thier-Reich », ils n'ont été l'objet que d'une seule monographie, celle de SAND (1899-1901), et de mémoires relativement très peu nombreux et toujours limités à l'examen de quelque formes, on concevra sans peine qu'une révision d'ensemble, basée sur la comparaison du plus grand nombre de types possible, au triple point de vue de la morphologie normale, de la physiologie et de la systématique, ait chance de n'être pas tout à fait inutile.

Je me tiendrai pour satisfait si j'ai pu réussir, au cours des quatre ou cinq années qu'ont duré ces recherches, à combler en partie quelques-unes des lacunes laissées par l'œuvre de SAND ; DOFLEIN (1901), dans un compte-rendu détaillé et d'appréciation très sûre, a bien mis en relief à la fois les mérites et les points faibles du mémoire de l'auteur belge, ce qui me permettra d'éviter de plus longs commentaires. Extrême-

ment précieuse au point de vue systématique, puisqu'elle contient la diagnose détaillée des familles, genres et espèces reconnues jusqu'à la date de sa publication, la monographie de SAND est et reste un ouvrage nécessaire, je dirai même capital pour toute détermination d'Acinètes. Aussi n'ai-je point tenté de refaire ce travail, basé sur des observations personnelles fort nombreuses et sur une bibliographie dont l'exactitude, d'ordinaire, ne laisse rien à désirer. Je me suis contenté d'intercaler, dans la liste synonymique des genres et des espèces, les quelques rectifications qui me paraissent justifiées, ainsi que la mention des espèces décrites depuis lors et la diagnose complète de formes encore inédites ou trop brièvement signalées. Si j'ai adopté pour l'ensemble (p. ex. disposition des familles, p. 330) et aussi fréquemment, dans le détail, un ordre différent que je crois plus rapproché des lignées naturelles, c'est uniquement comme résultat, ou plutôt comme conclusion de mes recherches personnelles sur les deux autres parties : Morphologie. Physiologie.

Bien que SAND s'en soit occupé et leur ait consacré çà et là des chapitres intéressants, ces deux parties ont dans son œuvre une valeur beaucoup moindre que la systématique. Partant d'une idée erronée sur l'origine phylogénique du groupe (idée émise avant lui par MAUPAS, 1881, mais en termes d'une telle réserve qu'ils laissaient une large place à l'hypothèse adverse), SAND dans tout le cours de son travail s'est efforcé d'éloigner les Suceurs de leur place naturelle et classique à côté des Infusoires ciliés, pour les rapprocher d'organismes qui présentent à peine avec eux une vague et très superficielle analogie d'aspect : le groupe des Héliozoaires. De cette préoccupation constante, et aussi, pour une large part, de l'insuffisance manifeste des méthodes techniques employées, proviennent les conclusions tout à fait inadmissibles auxquelles SAND est arrivé sur la structure et la valeur morphologique des tentacules, sur les phénomènes de la division du noyau qu'il définit comme une mitose typique avec centrosomes juxtanucléaires, chromosomes différenciés, fuseau achromatique, etc..., enfin sur la conjugaison, laquelle s'accomplirait par simple « plastogamie », semblable à celle des Rhizopodes, et n'aurait en rien la valeur d'une union sexuelle avec Karyogamie, comme chez les Infusoires ciliés.

D'autre part, des questions importantes étaient restées dans l'ombre, faute d'examen approfondi, telles que la structure fine du noyau au repos, l'étude d'ensemble du bourgeonnement et la morphologie compa-

rative des différents types d'embryons (ce dernier point étant par ailleurs susceptible de fournir de précieuses données sur le passé du groupe et son évolution). Enfin, beaucoup de faits douteux restaient à éclaircir (et restent d'ailleurs encore), tant pour les phénomènes concernant la nutrition, l'assimilation, l'excrétion, que dans le domaine immense et à peine entrevu des rapports multiformes des Acinètes et du milieu (point de vue biologique et expérimental).

Parmi ces faits divers, j'ai déjà fait connaître en un précédent mémoire (Collin, 1911) ceux qui semblaient porter la trace de causes pathologiques, ou au moins tératologiques, afin de n'avoir plus à parler, dans le présent travail, que de phénomènes touchant à la morphologie normale.

Pour la disposition des matières et la division des chapitres, je me suis efforcé, de même que mon prédécesseur, de conserver autant que possible, avec un minimum de modifications, l'ordre adopté par Bütschli dans les *Protozoa*. Ainsi, pour tout lecteur soucieux d'informations plus détaillées, la comparaison des 3 textes (de Bütschli, de Sand et du mien), se trouvera très facile.

§ II. — Historique.

Bütschli ayant fait (1889) une révision complète des données et observations des auteurs qui l'avaient précédé dans l'étude des Acinètes, on doit considérer toute la littérature antérieure à son œuvre comme faisant partie du domaine classique, supposé connu du lecteur, et il n'y sera fait allusion, au cours des différents chapitres, que dans la mesure strictement nécessaire à la compréhension du texte. Je commencerai à cette date aussi l'énumération sommaire, faite par ordre chronologique, des travaux qui ont accru l'effectif de nos connaissances sur le groupe. Je signalerai toutefois, quoique antérieur d'un an à la publication de Bütschli, l'excellent mémoire de Keppen (1888), d'un usage peu commode pour beaucoup de travailleurs de l'Europe occidentale, puisqu'il est en langue russe, mais d'une valeur très remarquable (1).

Bütschli n'a pu en prendre connaissance qu'à un moment où son travail était déjà à peu près entièrement rédigé, comme il le dit lui-

(1) Je dois à l'obligeance de Mme Valdeyron-Bratkowskaïa, licenciée ès sciences naturelles de l'Université de Montpellier, la traduction complète du mémoire de Keppen, et je suis heureux de la prier ici d'agréer tous mes remercîements pour ce réel service.

même (**1889**, p. 1902) et il s'est efforcé d'en extraire, pour les inclure dans sa monographie, sous forme de notes ou autrement, les faits les plus suggestifs. Malgré cela, il y reste encore beaucoup d'excellentes choses à glaner et comme j'ai eu plusieurs fois l'occasion d'étudier les espèces déjà observées par Keppen, je le citerai souvent.

L'année même où parut la fin des *Protozoa*, Maupas (**1889**) ajoutait à son grand travail sur la conjugaison des Ciliés, la brève notation de quelques-uns de ses résultats pour le même phénomène chez deux Acinétiens : *Podophrya fixa* et *Tokophrya cyclopum*. Nous verrons dans la suite (chap. V, p. 205) combien il est regrettable que Sand ait cru pouvoir, pour des raisons que j'ignore, négliger d'en tenir compte.

Dangeard (**1890**) publie quelques documents sur deux ou trois Acinétiens d'eau douce, dont l'un au moins mal spécifié : sa « *Podophrya fixa* » O. F. M. n'étant autre chose en effet que *Tokophrya infusionum* Stein, sous sa forme « podophryoïde » (voir Collin, **1911**, p. 426). Il reconnaît d'une manière incomplète des rapports anatomiques entre la cavité embryonnaire et le canal de l'une des vacuoles pulsatiles, voit comme Stein l'embryon se fixer par sa pointe, mais sans penser à en tirer la conséquence logique, au point de vue de l'orientation. L'année suivante, Schewiakoff (**1893**) chez une forme du même genre : *Tokophrya cyclopum*, crût a voir l'embryon se fixer par une face latérale, c'est-à-dire « par un point situé sur la ceinture ciliaire » ; bien qu'elle confirmât à souhait les prévisions de Bütschli (**1889**) et ses vues théoriques, cette prétendue observation était une erreur manifeste relevée par moi plus tard (**1908**) Schewiakoff décrit aussi (*ibid.*) un Acinétien nouveau : *Trichophrya cordiformis*, intéressant surtout par sa position très constante à la base de la *furca*, chez *Cyclops phaleratus*.

Dans deux notes successives, Eismond (**1890** et **1891**) tente une explication malheureuse du phénomène de la succion par le jeu intermittent des vacuoles pulsatiles ; puis décrit, cette fois fort bien, la naissance des suçoirs chez *Dendrocometes* (observation fondamentale). On ne saurait en dire autant de l'étrange mémoire de Clarke (**1895**) « *Sur la biologie du sarcome alvéolaire* » ; l'auteur prétend y démontrer que les tumeurs malignes (cancer, sarcome, peut être aussi la syphilis ?) sont causées par des Protistes parasites qui se rapportent non aux Sporozoaires, comme il l'avait cru d'abord, mais bien aux « Acinétiens » (!) Les figures très imparfaites qui sont jointes au travail ne permettent guère

de s'expliquer cette assertion paradoxale, abandonnée du reste à une date ultérieure (1906).

En 1896, Ishikawa applique à l'étude approfondie d'une nouvelle espèce japonaise (*Ephelota bütschliana*), favorable par sa grande taille, les ressources variées de la technique moderne, et en particulier la coloration sur coupes à l'hématoxyline ferrique. Il révèle par cette méthode maints détails cytologiques d'un réel intérêt, établit la structure vraie des suçoirs (tube interne) et celle des axopodes (filaments squelettiques), constate le stade fibreux du noyau, non observé par Hertwig (1876) chez *E. gemmipara*, et donne sur la reproduction par deux sortes d'embryons des aperçus fort curieux que j'essaierai d'interpréter (chap. IV, p. 166).

Prowazek (1899) au cours de son travail sur la conjugaison de *Bursaria truncatella*, décrit et figure en passant les Acinétiens parasites (*Sphærophrya*, sp. ?) qui infectent ce grand Cilié. Puis Florentin, la même année, dans une étude biologique sur les mares salées de Lorraine donne quelques précisions utiles sur deux Acinétiens : *Acineta tuberosa*, var. *fœtida* (Maupas) et *Podophrya Maupasii*. Enfin, après deux notes ou mémoires préliminaires (1895 et 1896), Sand publie en trois parties, de 1899 à 1901, son importante « *Etude monographique sur le groupe des Infusoires tentaculifères* » dont j'ai parlé plus haut.

Prowazek (1900), dans un très court article, signale en passant la division micronucléaire, la succion et l'enkystement, chez une forme trouvée en aquarium marin à Vienne et qui répond de tous points, selon moi, à l'*Acineta tuberosa*, var. *Fraiponti* (brevipes). Hartog (1902) émet d'intéressantes remarques sur l'identification de *Choanophrya infundibulifera* avec l' « *Acineta ferrum equinum* » de Zenker (*non* Ehrenberg), sur les très larges tentacules de cette même forme, ainsi que sur la reproduction de *Rhyncheta obconica* (nouvelle espèce douteuse). En 1902 également paraît le mémoire fondamental consacré par Hickson et Wadsworth à la conjugaison de *Dendrocometes* ; par une recherche attentive et patiente, les auteurs sont parvenus à étudier sur coupes à peu près tous les stades d'une évolution micronucléaire très semblable à celle des Ciliés et découvrent en même temps le fait inattendu, mais néanmoins certain, d'une c o n j u g a i s o n t e m p o r a i r e d e s m a c r o n u c l é i. C'est la confirmation complète des résultats préliminaires de Maupas (1889) et l'écroulement du dernier rempart où pouvaient encore s'abriter les hypothèses tendant à éloigner les Ciliés des Acinètes.

G. Entz *senior* (1902) fait connaître pour sa part, chez un Acinétien nouveau, trouvé sur les Daphnies des lacs de Patagonie, d'autres stades de conjugaison, avec micronucléi également, mais où les deux conjoints finissent par se fusionner, en s'enveloppant ensemble dans un kyste ellipsoïde entouré par les deux loges vidées. A noter, dans le même travail, une variété nouvelle de *Tokophrya cyclopum* avec couronne supplémentaire de tentacules, puis quelques réflexions fort justes sur *Tokophrya lemnarum* et l'incertitude des limites entre le genre *Acineta* Ehrenberg et le genre *Tokophrya* Bütschli.

Schröder (1907) décrit quatre espèces d'Acinètes provenant de l'expédition antarctique allemande (*Deustche Sud-polar Expedition*) et toutes les quatre remarquables au point de vue morphologique. Daday, la même année (1907, puis 1910) fait connaître également 3 formes inédites, faisant partie de la microfaune d'eau douce et rapportées de l'Afrique sud-orientale allemande ; c'est une extension notable de nos données géographiques. (De même Meunier, 1910, puis Schröder, 1911).

Swarczewsky (1908) chez un Acinétien que j'ai nommé tout récemment (1911) *Acineta Swarczewskyi*, observe des variations multiples dans le phénomène du bourgeonnement et surtout constate la présence d'embryons rampants à facies amœboïde, *ne présentant plus aucune trace de ceintures vibratiles*. Le fait est jusqu'ici unique pour l'ensemble du groupe, et néanmoins très suggestif.

Nous devons à C. H. Martin (1909, *a*, *b*, *c*) tout une série de consciencieuses recherches sur la valeur et l'origine des granules chromatiques (*tinktin-körper* de Plate) si fréquents dans le cytoplasme de la plupart des Acinètes ; sur la conjugaison chez *Acineta papillifera* (complément très précieux aux données fragmentaires de Keppen, 1888) ; sur un endoparasite d'*Ephelota gemmipara* pourvu d'un cycle complexe à deux phases, l'une interne et l'autre externe, et que l'auteur dénomme : « *Tachyblaston* » *ephelotensis*, à cause de sa multiplication très rapide ; enfin sur la biologie de la nutrition et la dimorphisme évolutif des *Ophryodendron*.

Dans un second mémoire de Hickson et Wadsworth (1909) sont étudiés successivement trois Suceurs de la famille des Dendrosomidæ : *Lernæophrya capitata* (non revue jusque-là, depuis Pérez, 1903), *Trichophrya epistylidis* et *Dendrosoma radians*. Les auteurs suivent chez ce dernier les divisions végétatives des micronucléi et démontrent qu'il n'existe qu'un seul mode de multiplication : les embryons internes.

Quant aux « bourgeons tentaculés » que Lewick, puis Kent avaient décrits à la surface du corps, ce sont d'autres Acinétiens parasites ou commensaux, très probablement identiques avec une forme bien connue de Claparède et Lachmann, puis de Stein : *Urnula epistylidis.*

Filipjev (1910) et O. Schröder (1911) marquent pour l'instant le terme des recherches récentes concernant les Acinètes, le 1er par l'étude d'une forme classique d'eau douce, *Tokophrya quadripartita* (Cl. et L.) dont il examine à la fois la structure au stade adulte, la morphologie larvaire et la métamorphose. ; le 2e en faisant connaître, dans les diverses étapes de son cycle évolutif, une espèce marine nouvelle, *Tokophyra Steueri*, trouvée dans l'Adriatique, à Trieste (1).

Enfin j'ai publié moi-même (1906, 1907, 1908, 1909 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*) ou en collaboration avec E. Chatton (1910) quelques notes préliminaires relatives à une partie des résultats dont l'exposé plus détaillé fait l'objet du présent travail. D'autre part, certains d'entre eux ont déjà trouvé place, ainsi que je l'ai dit plus haut (p. 5) dans un mémoire indépendant « *sur l'étendue des variations et les facteurs tératogènes* » (Collin, 1911).

En dehors de cette littérature spéciale dont j'ai cru devoir faire ici l'énumération complète, il ne reste plus à citer que des travaux secondaires, d'intérêt surtout faunistique, diagnoses d'espèces nouvelles ou listes de formes déjà connues (Holt 1891 ; Zacharias 1893, 1894, 1897 et 1903 ; Kofoid, 1894 et 1908 ; Jennings 1899 ; Calkins 1901 ; Lauterborn 1901 et 1908 ; Voigt (1902) ; Zykoff (1902) ; Rousseau et Schouteden, 1907 ; Marc le Roux (1907) etc.) ; ou encore des travaux de cytologie générale ou de cytophysiologie au cours desquels il est question, *à propos d'autre chose*, de la structure des Acinètes. J'indiquerai seulement, parmi les principaux : Bütschli (1890 et 1892) Pütter (1904), Schäfer (1904). Schuberg (1905). Koltzoff (1906), Heidenhain (1910).

D'autre part, les auteurs des grands traités classiques ont consacré nécessairement à l'étude élémentaire des organismes qui nous occupent un chapitre plus ou moins long, en y intercalant parfois, soit des remarques originales, soit même des dessins inédits. Tels Delage et Hérouard (1896), Calkins (1900 et 1910, *a* et *b*), Lang (1901), Hickson (1903), Hartog (1906), Doflein (1909 et 1911).

(1) N'ayant pu prendre connaissance du travail de O. Schröder qu'après remise totale de mon propre manuscrit, j'ai dû me borner à signaler en note, dans les divers chapitres, les conclusions énoncées par auteur, toutes les fois qu'il y avait lieu.

§ III. — Matériel et technique.

Je passerai très brièvement sur l'énumération des diverses méthodes employées dans ces recherches, car la plupart d'entre elles ne se distinguent en rien de l'ensemble des procédés généralement suivis pour l'étude d'autres Protistes.

Les Tentaculifères constituent un matériel souvent très rare dans la nature, sauf en certaines stations privilégiées (voir à ce sujet le chapitre IX : *Adaptations biologiques*), mais, par contre, en général, assez facile à faire multiplier. J'ai indiqué ailleurs (**1911**) presque tous les détails nécessaires pour la mise en culture, laquelle fut déjà réussie avant moi par Sand (**1901**), par Martin (**1909**, *a*) et enfin par Filipjev (**1910**), sans parler des expériences bien antérieures encore de Buck (**1884**).

L'immobilité presque absolue de tous les Acinètes adultes (à part quelques exceptions peu nombreuses), ainsi que leur transparence parfaite à l'état d'inanition constituent deux circonstances particulièrement favorables pour l'étude *in vivo*. Celle-ci peut être prolongée, avec les plus forts grossissements, aussi longtemps qu'on le désire, à condition de renouveler fréquemment la couche liquide interposée entre la lamelle recouvrante et la lame porte-objet ; on évitera par ce moyen tout danger d'asphyxie commençante, influence à laquelle certaines formes délicates se montrent particulièrement sensibles.

Néanmoins la nécrose lente due au manque d'oxygène, ainsi que les altérations diverses causées par la pression, l'alcool faible, les acides ou les alcalis dilués, n'amenant pas immédiatement la mort de l'Infusoire, sont aussi très instructives. Les aspects artificiels que l'on produit ainsi aident parfois puissamment à la compréhension de la structure normale (1). Pour les espèces marines, un procédé souvent précieux consiste dans l'introduction ménagée, entre lame et lamelle, d'une quantité variable d'eau de mer diluée, créant pour l'Acinète un milieu hypotonique. Le corps se gonfle peu à peu en devenant plus transparent et beaucoup de détails, d'ordinaire invisibles, sont perçus fort nettement. On voit par ce moyen les filaments axiles des organes préhenseurs à l'intérieur du corps, chez une *Ephelota gemmipara* intacte, ainsi que les prolongements internes des suçoirs chez presque tous les Acinètes.

Certaines formes supportent mal une eau chargée de sels calcaires ; il faut alors user, comme milieu de culture ou liquide d'examen, d'eau

(1) Voir en particulier fig. V *a* p. 43.

préalablement bouillie, puis filtrée et ensuite aérée par un secouage énergique en vase clos. Ce procédé commode offre aussi l'avantage de prévenir le développement de tous germes étrangers. Dans toutes les expériences d'une certaine précision où l'on désire une culture pure, il doit être employé d'une manière exclusive.

La *fixation* peut être faite par n'importe quel liquide usuel en histologie, pourvu qu'il soit bien pénétrant ; les mélanges de Flemming, de Zenker et de Bouin m'ont donné dans tous les cas les meilleurs résultats. Il y a grand avantage à les employer chauds (75° à 80°), la coagulation étant ainsi plus énergique et en même temps l'extension plus parfaite, surtout s'il s'agit de formes à rétraction très vive (*Acineta tuberosa*).

Les *coupes* se font en général sans grande difficulté après l'inclusion double : collodion-paraffine. Cette méthode est indispensable s'il s'agit de couper avec les Acinètes un support cuticulaire (Bryozoaires, Hydraires) très souvent parsemé de minuscules grains de sable ou de Diatomées dont la coque siliceuse fait de fines brèches sur le rasoir. Pour le traitement d'un matériel détaché du support par râclage ou autrement (cultures en verres de montre. Acinétiens vivant sur des Coléoptères ou sur les poils des Crustacés), on opère tous les lavages dans le tube du centrifugeur ; la déshydratation a lieu aussi dans ce même tube, ainsi que le passage par le mélange alcool-éther et ensuite par l'éther pur. On verse enfin sur le culot du fond du tube, une goutte ou deux de collodion fluide qu'on laisse évaporer jusqu'à consistance sirupeuse. Quand la pénétration est faite, le bloc lenticulaire ainsi formé est durci par le mélange alcool et chloroforme, puis par le chloroforme pur (le premier pour assurer la déshydratation parfaite) et inclus à la paraffine par les méthodes habituelles.

Cette pratique extrêmement simple m'a paru bien préférable aux procédés souvent complexes et parfois incertains que l'on conseille çà et là pour l'inclusion en masse d'objets microscopiques. Elle n'est pas neuve probablement, mais elle est fort commode.

Pour la *coloration* des coupes ou des préparations totales (ces dernières sont aussi très utiles, ainsi qu'il va sans dire), j'ai fait usage de teintures variées dont les indications se complètent réciproquement. Celle qui donne presque toujours les plus beaux résultats (et les plus instructifs en même temps) est l'hématoxyline ferrique de Heidenhain. seule ou suivie du mélange éosine-vert lumière (méthode de PRENANT, avec la modification décrite par CHATTON, 1910). J'ai beaucoup employé aussi

les mélanges colorants de Mann (bleu de méthyle-éosine), de Mallory (fuschine acide, puis acide phosphomolybdique, suivi de bleu d'aniline et orange, après lavage à l'eau), le « triacide » d'Ehrlich-Biondi, ou encore la méthode de coloration triple de Morel et Dalous au krésylblau-fuschine-orange (solution formolée) (1).

Parmi les méthodes de coloration successive à deux couleurs, je conseillerai surtout la Safranine-lichtgrün de Benda, le Carmin boracique et indigo-carmin picrique de R. y Cajal, enfin l'hématoxyline d'Ehrlich suivie d'éosine et d'orange.

§ IV. — Liste des formes observées.

J'ai cru devoir indiquer, dans les trois tableaux suivants, la liste complète des formes que j'ai eu l'occasion d'observer, non pas tant pour l'intérêt qu'une énumération de ce genre est susceptible de présenter au point de vue faunistique, que pour permettre une distinction facile entre les espèces dont j'ai dû parler uniquement sur la foi des auteurs et celles sur lesquelles je possède des données personnelles. C'est un simple coup d'œil jeté sur l'ensemble de mon matériel d'études et nullement une esquisse, même approximative, de l'abondance ou de la rareté des Tentaculifères en telle ou telle station donnée.

L'ordre suivi dans chaque tableau est conforme à celui adopté ici même, pour la partie systématique.

(1) L'indication de ce procédé qui donne des résultats parfaits *après le liquide de Flemming* (voir les fig. de ma Pl. V) sera trouvée dans le *Manuel de technique microscopique* de Böhm et Oppel (traduction française par E. de Rouville, 4e édition : *Paris*, Vigot frères : 1907, p. 115).

A. — Espèces marines

		CETTE	BANYULS	ROSCOFF
Acinetidæ	*Acineta tuberosa* type *Fraiponti*	—		—
	— — var. *factida*	—		—
	— — var. *cucullus*	—	—	
	— *corophii*			—
	— *papillifera*	—		
	— *complanata*	—		
	— *truncata*	—		—
	— *craterellus*	—		
	— *constricta*	—		
	Thecacineta cothurnioïdes		—	
	— *calix*	—		
	— *cypridinae*	—		
	Acinetopsis campanuliformis	—		—
	Dactylophrya roscovita			—
	Pseudogemma Fraiponti	—		
	— *pachystyla*	—		
	Endosphaera Engelmanni	—		
Discophryidæ ...	*Discophrya Lyngbyei*	—		
Dendrosomidæ...	*Trichophrya salparum*	—		
	Dendrosomides paguri	—		
	Rhabdophrya trimorpha		—	
Ophryodendridæ.	*Ophryodendron trinacrium*	—		
	— *porcellanum*			—
	— *sertulariae*			—
	— *annulatorum*			—
	— *reversum*	—		
Podophryidæ.....	*Paracineta limbata*	—		—
	— *patula*	—		
	— *crenata*	—		
	— — var. *pachytheca*			—
	— *homari*	—		
	— *livadiana*	—		—
Ephelotidæ	*Ephelota gemmipara*	—	—	—
	— *sessilis*	(1)		
	Podocyathus diadema			—
Hypocomidæ......	*Hypocoma parasitica*	—		
	— *acinetarum*	—		
	— *ascidiarum*	—		

(1) Cette espèce, recueillie à Villefranche-sur-Mer par E. Chatton, m'a été transmise par lui après fixation préalable. Je l'ai trouvée depuis à Cette sur tous les Pyrosomes observés.

B. — Espèces d'eau douce

		CETTE	CÔTE-D'OR	ROSCOFF
Acinetidæ	*Tokophrya quadripartita*	—		
	— *infusionum*	—		—
	— *cyclopum*	—	—	
	— — var. *actinostyla*		—	
	— *lemnarum*		—	
	Periacineta linguifera	—	—	
	— *Buckei*		—	
Discophryidæ	*Discophrya ferrum-equinum*	—		
	— *Steinii*	—	—	
	— *cybistri*	—		
	— *acilii*		—	
	— *elongata*		—	
	— — var. *scyphostyla*	—		
	Rhynchophrya palpans	—		
	Choanophrya infundibulifera		—	
Dendrocometidæ	*Dendrocometes paradoxus*		—	
	Stylocometes digitatus			—
Podophryidæ	*Podophrya fixa*	—	—	
	— *Sandi*			—
	Sphaerophrya sp.	—		
	Metacineta mystacina	—	—	

C. — Espèces d'eau saumâtre

		FRONTIGNAN	LES ONGLOUX
Acinetidæ	*Acineta tuberosa* var. *foetida*	—	
Podophryidæ	*Podophrya Maupasii*		—
	— (2 espèces indéterminées)		—
	Sphaerophrya sp.	—	

Total : 64 formes (espèces ou variétés) dont 19 sont nouvelles.

PREMIÈRE PARTIE

Morphologie

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE

SYMÉTRIE ET ORIENTATION

Pour être vraiment synthétique, un exposé comparatif de la morphologie des divers Acinètes devrait pouvoir représenter non seulement l'ensemble des faits actuellement acquis, mais aussi leur ordre de succession probable et leur mécanisme causal. Il faudrait tenter de retracer les diverses directions suivant lesquelles s'est faite l'évolution du groupe entier, à partir du point d'origine, et expliquer ainsi le *comment* et le *pourquoi* des formes existantes.

Or, une semblable tentative se trouverait fort déplacée au début même de cette étude, puisque le problème phylogénique est supposé non résolu. Il en sera question plus tard (chap. XI, p. 323) et nous devons nous borner pour l'instant à l'examen purement « pratique » des diverses symétries, ainsi qu'à la recherche d'une nomenclature rationnelle, pour orienter les Acinètes au point de vue *descriptif*.

Sand propose à ce sujet (**1901**, p. 9) un ensemble de termes dont il use malheureusement dans tout le cours de son travail, et que je crois pour ma part plus dangereux qu'utiles, malgré leur apparente clarté : « Dans nos descriptions, dit-il, tout Acinétien sera supposé orienté comme il l'est en général dans les préparations microscopiques et dans les dessins : c'est-à-dire que les parties *qui occupent le haut d'une planche* seront dites antérieures ; celles *qui occupent le bas*, postérieures ; celles qui *sont tournées vers la droite* droites ; celles qui *regardent la gauche* gauches ; celles qui *sont au-dessus du plan médian* (représenté en général dans les dessins) sont dites supérieures ; celles qui *sont en dessous* inférieures » (1).

Le seul inconvénient de ces définitions (mais il est extrêmement grave) est qu'elles sont conçues en entier *par rapport à l'observateur et aux « dessins »* d'Acinétiens, et non point par rapport à ces Infusoires eux-

(1) Les passages soulignés l'ont été par moi-même.

mêmes, qui sont l'*objet* d'observation. Elles se trouvent même le plus souvent inapplicables à ces derniers et ne répondent à rien dans leur structure intime. Qu'est-ce que la « droite » ou la « gauche », la face « supérieure » ou la face « inférieure » (au sens où l'entend Sand), chez un Acinétien à symétrie monaxone ou biradiée (voir p. 17 et 18), alors qu'il suffirait de lui faire accomplir par exemple une demi-révolution autour de son grand axe, pour que les faces se trouvent précisément interverties, ainsi que les côtés, sans que l'image ait changé ? Les termes *droite* et *gauche* ne peuvent avoir un sens précis (le terme même l'indique) que chez un être pourvu d'une symétrie « bilatérale ». Or, celle-ci est extrêmement rare chez les Acinétiens adultes. D'autre part, les désignations de « *supérieur* » et « *inférieur* », par rapport à « *antérieur* » et « *postérieur* », sont employées juste au rebours de leur sens habituel, ce qui prête à confusion.

En partant d'un point de vue purement géométrique que Sand eut tort d'abandonner (car il était très « *objectif* »), Bütschli avait distingué nettement (1889, p. 1842 et suiv.), cinq espèces de symétries parmi les Tentaculifères : *homaxone*, *monaxone*, *rayonnée*, *bilatérale* et *irrégulière*. D'après elles, on peut définir sans peine tous les axes et tous les plans.

A. Symétrie homaxone.

Cette symétrie est la plus simple, mais certainement pas primitive. Elle se rencontre, çà et là, chez quelques formes non fixées, libres ou parasites (*Sphærophrya*, *Endosphæra*, *Tachyblaston*) dont les tentacules, s'il y en a, rayonnent dans toutes les directions autour du corps sphérique ; on la trouve également chez les *Podophrya* qui ont quitté leur pédoncule ou n'en ont jamais sécrété, et parfois chez les formes astyles de certaines *Tokophrya* normalement monaxones, telles que *Tokophrya infusionum* (Stein, 1854, Collin 1911). En apparence au moins, l'orientation est impossible, puisque toute droite passant par le centre du corps est un axe de symétrie ; mais l'axe primitif (qui répond à l'axe du style absent) peut toujours être retrouvé par simple comparaison avec les formes voisines fixées, si l'on tient compte à la fois de la place assez constante de la vacuole pulsatile et surtout de la direction suivant laquelle ont lieu les phénomènes reproducteurs (chap. IV, p. 154). Du reste, bon nombre d'autres formes perdent aussi, d'une manière toute temporaire, leurs dernières traces d'orientation, en devenant sphériques pendant

l'enkystement (chap. VI, p. 238). Elles n'en sont pas moins, en puissance, des organismes *bipolaires*.

B. Symétrie monaxone.

On devrait peut-être créer la désignation spéciale de symétrie « *polyaxone* » pour l'appliquer au cas d'un Acinétien planktonique aberrant, découvert par Zacharias (1893) dans les lacs de l'Allemagne du Nord : la *Staurophrya elegans*. Cette remarquable espèce possède six protubérances semblables (ou *pôles* de symétrie) et trois axes égaux perpendiculaires entre eux, donnant un profil en croix dans les trois directions de l'espace, comme font certains cristaux mâclés (stauroïdes). Le même terme pourrait sans doute convenir également au corps « en tétraèdre » d'une autre forme jusqu'ici nommée et non décrite : *Tetraedrophrya planktonica* (Zykoff 1902) du plankton de la Volga. Mais on pourrait, chez elle aussi, rechercher l'axe primitif comme chez les formes homaxones.

Dès qu'apparaît la fixation (et c'est là un fait général, à coup sûr *primitif*, chez les Acinétiens), il ne peut plus y avoir qu'un seul axe de symétrie, perpendiculaire au support et passant par l'axe du style, si l'espèce en possède un : je l'appelle avec Bütschli (*loc. cit.*) « *axe principal* », ou encore « *axe morphologique* ». Sa présence détermine nécessairement deux *pôles* : l'un apical, « supérieur » ou *dorsal* : l'autre basal « inférieur », ou *ventral*, tourné vers le support. Si j'introduis ici la notion de dorsiventralité, par une comparaison toute naturelle avec ce qui a lieu chez beaucoup d'Infusoires ciliés, c'est qu'elle doit se trouver amplement justifiée dans la suite, tant par l'étude des embryons et de leur métamorphose (chap. IV, p. 133 et 178) que par des considérations d'ordre phylogénique (chap. XI, p. 315).

Au sens strict, le terme « *monaxone* » convient à toutes les formes d'Acinétiens fixés, puisque tous ils présentent la même différenciation bipolaire. Mais je préfère le restreindre, pour plus de précision, à ceux-là seuls qui possèdent, en même temps qu'un seul axe, *une infinité de plans de symétrie* passant tous par cet axe. Leur forme sera donc toujours un « solide de révolution » (sphère, cône, ovoïde, ou formes plus complexes dérivées des précédentes).

C'est le cas, en général, pour les genres *Podophrya*, *Solenophrya*, *Thecacineta*, *Paracineta*, pour la troisième section du genre *Discophrya*,

la plupart des *Ephelota* et *Podocyathus diadema*. Les tentacules sont d'ordinaire répartis sur la face apicale entière, voire même sur toute la surface libre (*Paracineta limbata* et toutes les *Podophrya*) ; ils sont rarement fasciculés (quelques *Solenophrya* et *Thecacineta*).

C. Symétrie radiée (= rayonnée).

La structure rayonnée diffère de la précédente par spécialisation plus grande du corps protoplasmique qui cesse d'être symétrique par rapport à *tous* les plans passant par l'axe dorsi-ventral, pour l'être seulement suivant un nombre fixe de directions bien définies qui forment les *rayons*. Ce nombre constant est six pour la forme typique de *Metacineta mystacina*, avec six faisceaux de tentacules et six fentes à la loge ; six pour *Acinetopsis campanuliformis*, quatre pour *Tokophrya quadripartita*, deux pour *Acineta tuberosa* pour les *Discophrya* des séries I et II, et la plupart des espèces des genres *Tokophrya*, *Acineta*, *Periacineta*, etc. Cette dernière symétrie (à 2 rayons seulement) est qualifiée avec raison par Bütschli (1889, p. 1843) de symétrie « biradiée » (*zweistrahlige*), terme que Sand traduit bien à tort (1901, p. 19) par celui de « bilatérale ».

Au point de vue descriptif, j'appellerai constamment, chez les formes biradiées : *plan frontal*, le plan suivant lequel le corps est aplati, donc parallèle aux faces larges, et au contraire *plan sagittal*, le plan vertical perpendiculaire, répondant aux faces étroites. La plus grande largeur à mesurer dans le plan frontal sera dite *axe frontal* et, dans le plan sagittal (« épaisseur » de l'Acinète) *axe sagittal*. Observé par l'une des deux faces larges, l'animal sera dit « vu de face » et au contraire « de profil », s'il est vu par une face étroite (1).

B. Symétrie bilatérale.

La symétrie bilatérale apparaît le plus souvent (dans la série animale tout au moins) comme le résultat immédiat d'une adaptation au mouvement dans un sens défini ; ce qui rend compte de son extrême fréquence dans tout le groupe des Infusoires ciliés et chez les Acinètes eux-mêmes, pendant la phase larvaire. Elle est par contre extrêmement rare chez les

(1) Pour une forme typiquement biradiée : *Acineta tripharetrata*, Entz *senior* (1902) propose de nommer « axe transversal » ce que j'appelle *axe frontal* et encore « axe latéral » ou « dorsiventral » (?) mon *axe sagittal*. Il est tout à fait évident que la dorsiventralité n'existe point dans le sens où la suppose l'auteur hongrois, les deux faces larges étant pareilles.

Acinétiens adultes qui sont des êtres immobiles, presque toujours fixés.

BÜTSCHLI (p. 1842) cite, comme étant le seul exemple de symétrie bilatérale, le genre *Hypocoma*. Malgré son tentacule unique ventral ce genre a conservé son faciès larvaire et nous verrons plus loin (chap. IV, p. 201) qu'on doit le considérer comme étant composé non pas d'Acinétiens *adultes*, au sens propre du mot, mais de *formes néoténiques*, à évolution abortive.

Chez les adultes proprement dits, c'est à peine si j'ai relevé çà et là quelques traces de structure bilatérale, résultant presque toujours d'une adaptation protective, rapprochant l'être du support. Ainsi chez *Rhynchophrya palpans* (fig. XCVIII, p. 375), en même temps que le pédoncule fortement incurvé rend le corps presque parallèle au style des Acinètes ou des Vorticellides sur lesquels il est fixé, la face du corps située à l'intérieur de la courbure se trouve moins développée et presque toujours concave, l'autre face étant convexe. Il en est de même chez *Urnula* ; mais la bilatéralité porte ici sur la coque seulement et non pas sur le corps, autant qu'il paraît du moins par les nouvelles recherches de HICKSON et WADSWORTH (1909). Chez *Tokophrya carchesii* qui vit fixée au pédoncule extrêmement contractile des colonies de *Carchesium polypinum*, le corps reste symétrique par rapport à l'axe du style, mais la position excentrique du seul faisceau de tentacules que l'animal possède, le rend en fait bilatéral.



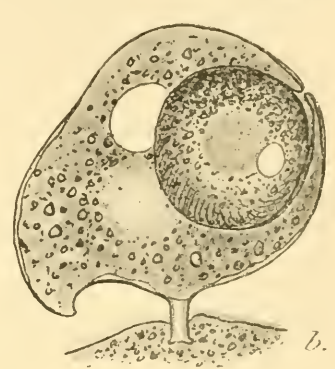


FIG. I. *Pseudogemma Fraiponti* COLLIN, × 1500. *viv.*; *a* et *b*, deux exemplaires aberrants à grand axe incurvé et symétrie bilatérale, montrant deux stades du bourgeonnement.

Les *Ophryodendron* sont certainement, à l'origine, des formes monaxones ; cette symétrie se conserve, avec tendance plus ou moins nette vers l'aspect rayonné (de 3 à 6 rayons) chez les formes inférieures du genre telles que *O. trinacrium* et *O. conicum* (s. g. *Proophryodendron* p. 389). Les espèces plus évoluées : *O. annulatorum* (fig. CIV, p. 393), *O. reversum* (fig. LV, p. 191), *O. porcellanum* (fig. CII, p. 391) et *O. sertu-*

lariae (fig. CIII, p. 392) sont au contraire presque toujours très nettement bilatérales, par suite de l'insertion excentrique de la trompe (1).

D. Symétrie irrégulière.

Cette dernière « symétrie », qui n'en est même pas une, à proprement parler, et qu'on devrait nommer, d'une manière plus exacte : « structure *asymétrique* », n'est presque jamais primitive. Les formes qui la possèdent commencent par être monaxones, biradiées ou bilatérales, comme l'embryon dont elles dérivent, et ne se déforment qu'ensuite, en s'accroissant inégalement dans les diverses directions.

Ce sont presque uniquement des représentants de la famille des Trichophryidæ (*Trichophrya*, p. p. *Lernæophrya*, *Dendrosoma* et *Dendrosomides*) remarquables par leur grande taille et leur nombre quelconque de faisceaux tentaculaires. Tout en gravitant autour de certains types spécifiques, ces Acinètes varient d'aspect, d'un exemplaire à l'autre, d'une manière presque indéfinie. J'ai d'ailleurs obtenu, par voie expérimentale (*et comme conséquence immédiate de la croissance hypertrophique*) la perte plus ou moins complète de la symétrie primitive et l'inconstance énorme de la forme du corps, chez trois espèces au moins, typiquement biradiées : *Tokophrya infusionum*, *Discophrya elongata* et *Discophrya Steinii* (Collin, 1911). J'ai constaté, dans le même travail, des altérations plus légères, se produisant dans la nature, chez *Paracineta patula* (2).

CHAPITRE II

STRUCTURE DU CORPS PROTOPLASMIQUE

§ I. — Appareil tégumentaire.

Tous les Acinétiens possèdent une enveloppe différenciée plus ou moins résistante, isolant la masse interne (trophoplasme) du milieu extérieur.

(1) Chez certaines *Pseudogemma*, et en particulier chez *Pseudogemma Fraiponti*, on observe quelquefois une bilatéralité extrêmement accusée, provenant soit de la courbure intense de l'axe de symétrie (fig. I, *a* et *b*, p. 19), soit de l'insertion très excentrique du style (fig. 58, Pl. IV). Mais ce caractère m'a semblé trop inconstant pour qu'on puisse lui reconnaître une valeur spécifique.

(2) Bütschli (1889, p. 1843) et Sand (1901, p. 19) considèrent le corps à bras rameux de *Dendrocometes* comme exemple parfait de la « symétrie radiée ». Mais c'est là une opinion que je ne puis partager ; car, d'une part, le mode même de ramification des bras s'oppose à la présence de toute symétrie régulière, d'autre part le nombre de ces bras varie, ainsi que leur écartement, et les angles compris entre eux sont souvent très inégaux. *Dendrocometes* offre au contraire, à mon avis, l'un des cas les plus curieux de « *facies asymétrique*. »

L'existence d'« Acinétiens nus », sans membrane différenciée, à la façon des Rhizopodes, après avoir été affirmée par MAUPAS (1888, p. 338), fut contestée avec raison par les auteurs suivants, et en particulier par BÜTSCHLI et par SAND. Là même où l'on ne parvient pas à isoler un tégument par les méthodes habituelles (alcool, eau chaude, acide acétique dilué suivi de glycérine), sa présence se révèle sur coupes d'une manière incontestable.

Conformément à la nomenclature admise par le dernier auteur cité (SAND, **1901**, p. 28), je distinguerai, de l'extérieur vers l'intérieur, trois couches tégumentaires : la *pellicule*, ou tégument superficiel à réaction acidophile ; l'*ectoplasme* proprement dit (1), ou tégument profond à réaction basophile ; enfin, le *plasma cortical*, ou zone de transition qui confine à l'endoplasme.

A. PELLICULE.

C'est une très mince membrane anhiste, sans structure d'aucune sorte, dont l'épaisseur varie, selon les cas, de 0,2 μ à 0,5 μ au maximum. Elle paraît en général plus épaisse *in vivo*, comme le remarque avec raison FILIPJEV (**1910**, p. 120) ; mais l'illusion est due à ce fait que, par sa réfringence, elle se limite souvent fort mal vis-à-vis de l'ectoplasme. C'est en réalité à l'ensemble des deux couches qu'il faut rapporter la mesure (1,2 μ) donnée par WRZESNIOWSKI (**1877**) pour *Discophrya Lichtensteinii*, et chez d'autres espèces du genre, telles que *D. Steinii*, *D. acilii* et surtout *D. ferrum-equinum* (fig. XCVI, p. 367), cette même mesure atteint 2,5 à 3 μ, dont à peine 0,5 μ concernant la pellicule.

Conformément à la synonymie posée par VAN BAMBEKE (**1896-97**) et selon la définition de F. E. SCHULTZE (**1896**) qui est acceptée par SAND, la « pellicule » des Acinètes enveloppe le corps entier, sous toutes ses faces ; c'est une « *membrane cellulaire* » homogène et continue. Mais ceci n'est entièrement vrai que si l'on considère la pellicule dans son ensemble et non pas seulement la portion qui adhère au corps de l'animal. Car, chez toutes les formes fixées qui possèdent un *style*, la pellicule revêt la surface de celui-ci et en forme la « gaîne », de même qu'elle

(1) Sous le nom d'*ectoplasme* », BÜTSCHLI (**1887-89**, p. 1258) comprend tout l'ensemble des différenciations périphériques du corps protoplasmique, c'est-à-dire les trois couches que je désigne ici comme « *système tégumentaire* ». Des auteurs plus récents ont suivi cette nomenclature que je crois devoir abandonner ; entre autres SCHEWIAKOFF (**1893**), ISHIKAWA (**1896**) et FILIPJEV (**1910**). Quand il s'applique aux Rhizopodes, pour lesquels il fut créé, le terme d'*ectoplasme* (ou *ectosarc* : DUJARDIN, 1835) désigne une formation essentiellement vivante, en liaison intime et constante avec les autres éléments du corps cytoplasmique, non pas une couche parcheminée facilement isolable, comme est la pellicule des Infusoires suceurs.

constitue aussi les enveloppes squelettiques (*loges* ou *coques*) chez les espèces qui en possèdent.

En faisant abstraction de ces appareils annexes qui seront décrits plus loin (chap. III, p. 99) d'une manière indépendante, la pellicule proprement dite ne recouvre le corps *que dans celles de ses parties qui sont directement en contact avec l'extérieur.* On n'en trouvera donc aucune trace, ni sur toute la région du pôle basal où s'insère le pédoncule, chez les *Tokophrya* (fig. x, p. 71). *Discophrya* (fig. III, p. 28), *Ephelota* (fig. 40 et 42, pl. III ; fig. 105 et 110, pl. VI), etc., ni sur toute la partie du corps intérieure à la loge, dans les genres *Acineta* (fig. 23, 26, 27, pl. II), *Periacineta* (fig. XI *b*, p. 73) et *Paracineta* (fig. 54, 64 et 65, pl. IV). Si l'on peut isoler une membrane différenciée à la surface de ces parties, ainsi qu'il arrive quelquefois (Fraipont, **1877-78**, chez *Acineta tuberosa*, Entz, **1879**, chez la forme *fœtida* de ce même Acinète, et ici même, fig. XLIX *c*, p. 175, XXVIII *e*, p. 126 et 23, pl. II, pour *A. papillifera*), il s'agit bien certainement d'une couche ectoplasmique, non pas d'une pellicule, comme l'indiquent les réactions.

Partout où la pellicule existe, elle apparaît sur coupes comme un mince liseré superposé à l'ectoplasme, colorable électivement en *vert* par la méthode de Prenant (fig. 54 à 60, 65 à 70 et 73 à 75, pl. IV) et en *bleu* par le Mann (fig. 105, 109, 110 et 111, pl. VI), comme presque toutes les cuticules. Je la crois homogène et sans structure aucune, et je n'ai jamais réussi à distinguer à sa surface (même avec les meilleurs objectifs : Zeiss 2 mm. apochromatique) les « *perles* » que décrit Sand (**1901**, p. 21). Elles n'ont d'ailleurs encore été vues par personne, depuis cette première description, et Filipjev (**1910**, p. 120) déclare les avoir recherchées en vain chez *Tokophrya quadripartita.*

Quant aux « fins bâtonnets » orientés en tous sens et faisant quelque peu saillie à la surface du tégument (Hertwig **1876**, chez *Ephelota gemmipara ;* Ishikawa **1896**, chez *E. bütschliana*) leur présence est inconstante. Je les ai observés souvent chez la première des deux espèces, chez *Discophrya Lyngbyei* (fig. XVII *e*, p. 103) et chez un très grand nombre d'autres Acinétiens, soit sur le corps, soit sur la coque, soit sur le style (fig. 47, pl. III). Il s'agit simplement, comme l'établissent sans peine les stades de division, de Bactériaciées saprophytes qui sont, selon les cas, des Bacilles ou des Microcoques. Ces derniers représentent peut-être les vraies « perles » de Sand, bien qu'ils soient assez loin d'en avoir la disposition régulière, par rangées parallèles horizontales et verticales,

formant un « quadrillé mathématiquement régulier », comme le dit l'auteur belge.

Au point de vue *chimique* (malgré ses réactions spéciales vis-à-vis des colorants, et quelle que soit son épaisseur) la pellicule appartient au même type que le tégument des Infusoires ciliés : Elle « *se comporte comme le plasma* » (BÜTSCHLI **1889**, p. 1846), bien qu'un peu plus résistante. SAND la dit « *chitineuse* » et formée probablement par « sécrétion » ; il renvoie à ce sujet au travail de QUERTON (**1897**) relatif aux Arthropodes et n'indique aucune réaction. F. COHN (**1854**) commettait une erreur semblable en parlant des Paramécies, mais à une date où ces notions étaient beaucoup moins précisées ; il a été démontré depuis, à maintes et maintes reprises, que le tégument des Infusoires, même dans ses parties squelettiques (voir plus loin, p. 100) est de nature *albuminoïde*.

La même conclusion d'ensemble est appliquable aux Acinètes ; car la soude et la potasse caustiques, tous les carbonates alcalins, ainsi que l'ammoniaque, dissolvent instantanément (même à froid) ectoplasme et pellicule. Les acides minéraux concentrés (sulfurique, azotique, chlorhydrique, etc.), exercent une action semblable ; tandis qu'à faible dose (de 2 à 10 %), ils agissent comme « fixateurs » et durcissent l'une et l'autre couches qu'ils conservent fort bien.

Quand la pellicule s'isole, par la mort de l'animal ou encore par le départ d'un embryon total (fig. LIV, p. 188), elle supporte mieux que l'ectoplasme l'attaque des bactéries et résiste un certain temps à la putréfaction ; la même chose a été constatée fort souvent pour le tégument coriace de beaucoup de Vorticellides, par STEIN (**1854** et **1867**, p. 32), CLAPARÈDE et LACHMANN (**1858-60**), Saville KENT (**1880-82**, p. 711), et enfin SCHRÖDER (**1906** *b*, fig. 9). Or, il est un détail de structure tout à fait caractéristique de ces derniers Ciliés et auquel leur enveloppe doit sans doute en partie son énorme résistance : ce sont les fines annelures transverses, formées de rides convexes, équidistantes et parallèles, qui sillonnent la pellicule à partir du pôle inférieur, jusqu'au niveau du péristome. Ce détail se retrouve chez différents Acinétiens : R. SAND l'a signalé (**1901**, p. 23, et fig. 8, pl. VIII), en l'attribuant aux rangées transversales de « perles », chez *Discophrya cylindrica* et je l'ai moi-même décrit d'une part chez les larves vermiformes de *Dendrosomides paguri* (**1906**, fig. 2 *l*, p. LXV), d'autre part chez les embryons ciliés de *Discophrya cybistri* (voir fig. XXXVII, *a* et *d*, p. 144).

B. Ectoplasme.

L'ectoplasme, au sens restreint que j'ai défini plus haut, a été aperçu, çà et là, par différents auteurs, chez beaucoup d'Acinétiens, mais rapporté à tort tantôt à la pellicule, tantôt au plasma cortical. Il fut pour la première fois décrit avec assez de précision par Ishikawa (1896) chez *Ephelota bütschliana*, et dénommé par lui « couche membraneuse sidérophile ».

Son principal caractère consiste dans sa grande densité ; d'où son aspect très réfringent, quand on l'examine *in vivo*, et sa colorabilité intense par la méthode de Heidenhain. Il se teinte d'ordinaire en *violet* par le Mann (fig. 105, 109, 111, pl. VI) et, par la méthode de Prenant, si l'on décolore beaucoup, on peut l'obtenir en *rouge* (fig. 54 à 58, et 73 à 75, pl. IV). Sa présence est générale ; mais il atteint, selon les cas, un développement très différent.

Chez les formes à tégument mince, telles que les *Tokophrya*, *Podophrya*, *Sphærophrya*, la plupart des *Acineta* et des *Pseudogemma*, il n'est pas isolable et constitue une simple « croûte » (au sens de F. E. Schultze, 1896) assez mal limitée du côté de sa face interne, par conséquent très peu distincte du plasma cortical. On pourrait nommer « crustiforme » (de *crusta* = croûte) le type représenté par cette première série (1).

Ailleurs, la couche ectoplasmique se différencie davantage et devient *membraneuse*, c'est-à-dire isolable et à double contour très net, intérieur et extérieur ; elle forme, à proprement parler, un second tégument au-dessous de la pellicule. C'est le type « membraniforme ».

Enfin, dans certains cas, cette sorte de *basale* est reliée à la couche externe acidophile par une série de trabécules délimitant des *alvéoles*. C'est la forme la plus complexe, ou type « alvéolaire ».

Un ectoplasme du premier type existe non seulement chez les genres qui viennent d'être cités, où il recouvre toute l'étendue du corps d'une manière uniforme, mais aussi chez tous les autres Acinètes en certains points mieux protégés, comme au contact du style et à l'intérieur de la loge. On n'observe jamais en ces points de téguments sidérophiles haute-

(1) Schewiakoff (1893), chez *Tokophrya cyclopum*, puis Filipjev (1910) chez *T. quadripartita*, signalent un « ectoplasme alvéolaire » que je ne parviens à découvrir ni chez l'une, ni chez l'autre espèce, bien qu'elles soient des plus communes et que j'en aie fait souvent, *in vivo* et sur coupes, un examen très attentif. Mais, comme il s'agit là de détails fort difficiles à bien élucider, je n'avance que sous toutes réserves l'opinion formulée plus haut, touchant l'absence de cette structure. Keppen lui aussi (1888, fig. 14, Pl. 1) a représenté chez deux *Pseudogemma*, dont le tégument s'est isolé sous l'influence des réactifs, une très fine striation radiaire que l'on pourrait interpréter comme une couche alvéolaire. Je n'en ai vu dans aucun cas, la moindre trace chez les *Pseudogemma* d'*Acineta tuberosa*, ni chez celles des *Paracineta patula* et *limbata*, que j'ai seules étudiées.

ment différenciés, des deuxième et troisième types ; il est très remarquable, chez *Dendrocometes paradoxus*, où la large surface basale adhérente au support est bien certainement l'homologue de la région d'insertion du style chez les formes pédonculées, de voir cette même région garnie d'un ectoplasme mince, à peine plus colorable que le cytoplasme ambiant, tandis que la face en contact avec le milieu extérieur apparaît revêtue d'une cuirasse très résistante. Le rôle du tégument interne sidérophile, comme *élément de soutien* renforçant la pellicule, se trouve ainsi démontré d'une manière incontestable (voir les fig. 18, et 19 à 21, pl. I).

Tant que la couche ectoplasmique est très mince (0,2 μ à 0,5 μ par exemple) elle demeure continue et sans structure aucune. Mais dès qu'elle s'épaissit plus ou moins notablement (elle acquiert près de 3 μ, chez certaines *Discophrya* : fig. XCVI, *b*, p. 367), son extrême densité mettrait un obstacle aux échanges osmotiques, respiratoires ou autres, qui doivent sans cesse s'effectuer entre le corps de l'Acinète et le liquide ambiant ; c'est à quoi obvient des dispositions variées, dont aucune jusqu'ici n'a encore attiré l'attention des auteurs.

Chez les quelques Ciliés cuirassés des genres *Coleps* et *Tiarina*, il existe des fentes nombreuses entre les plaques tégumentaires, permettant l'aération du plasma sous-jacent. C'est une armure grillagée, dont les fentes sont d'ailleurs elles-mêmes nécessaires pour le passage des cils. Chez les Acinétiens où cette disposition est absente (au moins au stade adulte), comme l'appareil locomoteur qui en est la raison d'être, nous trouvons simplement des « téguments criblés ». Vu de face (fig. 70, pl. IV), l'ectoplasme apparaît entièrement perforé de minuscules ponctuations arrondies, assez comparables sans doute à celles présentées par le test siliceux de la plupart des Diatomées, par la coque cellulosique de beaucoup de Péridiniens, ou enfin par la membrane d'un nombre incalculable de cellules végétales, surtout celles qui sont lignifiées. Leur rôle est très probablement identique dans tous ces cas.

Je connais ces ponctuations chez *Discophrya Steinii* (fig. 68 à 70, pl. IV), *D. cybistri*, *D. elongata*, où on les observe surtout avec une grande netteté chez les exemplaires âgés, à ectoplasme très colorable ; mais on les voit aussi sur les individus jeunes (fig. 11 et 12, pl. I) et même sur la paroi des cavités embryonnaires. J'ai cru les reconnaître également chez *Dendrosomides paguri* et chez *Dendrocometes*, où leur observation réclame une extrême attention. Elles existent sans doute, plus ou moins apparentes, chez toutes les formes d'Acinètes à ectoplasme épais.

Malgré l'examen répété des sections verticales les plus minces que j'aie pu obtenir, je ne suis pas encore parvenu à savoir d'une manière bien certaine si les « *ponctuations* » traversent le tégument de part en part (ou du moins l'ectoplasme, car la pellicule les recouvre) ; elles m'ont presque toujours paru plutôt constituées par de simples *logettes* creusées dans sa substance, comme seraient des vacuoles (fig. 68, 69). Les travaux de O. Müller (1899-1901) et Schütt (1896) ont conduit cependant à des

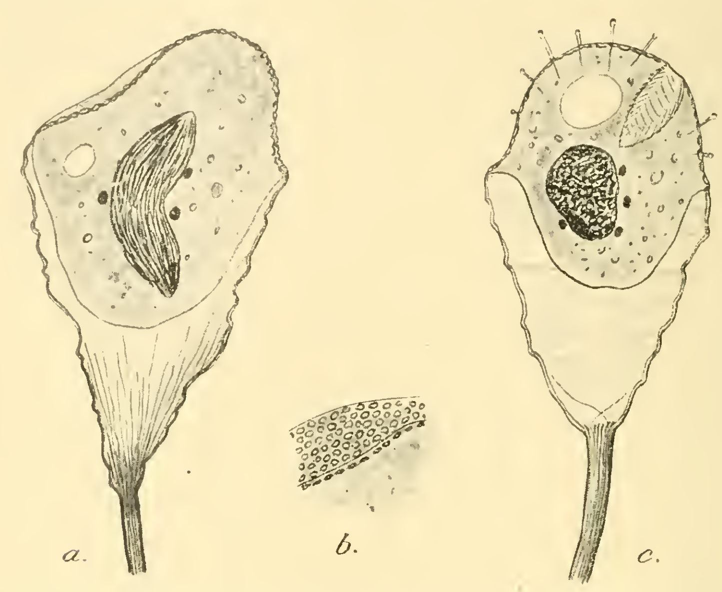


Fig. II. *Paracineta crenata* (Fraipont), × 1000. Coloration totale à l'hématoxyline ; *a*, exemplaire à macronucléus fibreux, fusiforme et arqué, montrant 3 micronucléi ; pellicule criblée du dôme ; tigelles squelettiques du style pénétrant dans la loge ; *b*, tégument plus grossi de la face apicale, montrant les ponctuations ; *c*, exemplaire au bourgeonnement avec fossette ciliée à droite, macronucléus ovoïde et 4 micronucléi au repos : deux seulement des tigelles squelettiques pénètrent dans la loge.

conclusions quelque peu différentes, pour les Diatomées et les Péridiniens (1).

Chez les diverses espèces du genre *Paracineta*, on trouverait bien certainement, dans le tégument du « dôme » (seule partie du corps extérieure à la loge), toute la série des transitions entre les ectoplasmes mem-

(1) On pourrait être tenté, à première vue, d'homologuer les logettes ectoplasmiques que je décris ici chez certains Acinètes, avec les « *perles* » considérées par Sand (voir plus haut, p. 22) comme formations pelliculaires. Il y aurait simplement, dans ce cas, erreur de localisation ; mais, d'une part, Sand a décrit les « perles », non seulement sur le corps, mais aussi sur le style, sur la loge et sur les suçoirs de tous les Acinètes observés par lui, à trois ou quatre exceptions près (**1901**, p. 37). Elles n'auraient donc rien à faire avec un ectoplasme épais. D'autre part, il est impossible de trouver aux ponctuations ectoplasmiques des *Discophrya* et autres, l'alignement géométrique exigé pour les « perles » ; dès qu'on tente de les unir, dans n'importe quelle direction, on aboutit à des tracés irréguliers qui s'entrecroisent sans cesse, car elles n'ont jamais entre elles un éloignement constant (fig. 12 et fig. II, *b*), comme dans le schéma donné par Sand.

braneux criblés et ceux du type alvéolaire, ce qui affirme les rapports étroits de ces deux catégories et établit ainsi leur pleine équivalence au point de vue morphologique. Nous possédons dès à présent les étapes principales de cette évolution : chez *Paracineta limbata* et chez *P. crenata* (fig. II *a* à *c*, p. 26) on reconnaît sans peine les mêmes ponctuations que chez *Discophrya Steinii*, mais elles sont beaucoup plus larges et en même temps plus rapprochées. Il est probable qu'elles n'atteignent pas toute l'épaisseur de l'ectoplasme, mais en représentent simplement des régions plus amincies. La substance qui les sépare peut donc être considérée comme un « réseau d'épaississement » reliant la pellicule avec la lame basale. De là aux parois étroites limitant des « *alvéoles* » entre ces deux membranes, il n'y a plus qu'un pas, et nous le trouvons franchi dans une espèce voisine : *Paracineta homari* (fig. 64 et 77, pl. IV); chacune des ponctuations est devenue polygonale et démesurément élargie, tandis que l'épaisseur des travées du réseau se trouve réduite à presque rien. Enfin, chez *Paracineta patula* (fig. 54 et 60, pl. IV, et partie basale des fig. 55 à 58), les parois alvéolaires sont d'une finesse incomparable et elles simulent, en coupe optique, une sorte de « brosse » qui se colore comme l'ectoplasme, c'est-à-dire en noir ou en rouge (jamais en vert) dans la méthode de Prenant. L'illusion se complète d'autant quand les parois alvéolaires sont libres (fig. 54 et 60), par soulèvement de la pellicule sous l'action des réactifs.

La même structure se retrouve, mais beaucoup plus visible et facilement observable *in vivo*, chez *Choanophrya infundibulifera* (fig. XLVII, p. 169 ; LI, p. 184 et 73, pl. IV) ; HARTOG (1906, fig. 62, p. 162) l'y avait déjà montrée d'une manière très distincte, mais sans se prononcer sur sa valeur exacte au point de vue cytologique. Il est à remarquer qu'ici (fig. 73) les parois alvéolaires ont tendance à se colorer en vert par le Prenant, ce qui indique un degré de cuticularisation un peu plus avancé que dans les formes précédentes : elles se montrent, du reste, presque aussi résistantes que la couche pelliculaire.

Enfin chez les *Ephelota* (du moins chez *E. gemmipara*, seule espèce qui me soit connue d'une manière détaillée), l'ectoplasme membraneux est également relié avec la pellicule par des travées alvéolaires d'une extrême délicatesse et visibles seulement aux plus forts grossissements (fig. 43, pl. III, et 109, 111, pl. VI); on les retrouve intactes sous la paroi du kyste (fig. 45, pl. III).

Rappelons pour finir que cette structure tégumentaire bilaminée

se trouve être précisement celle que l'on rencontre, parmi les Infusoires ciliés, chez tous les Péritriches du groupe des VORTICELLIDÆ. La présence d'*alvéoles* entre les deux membranes, déjà admise par BÜTSCHLI (**1889**), a été établie par les travaux récents (FAURÉ-FREMIET **1904** *a* et **1905** *b* ; O. SCHRÖDER, **1906** *a*, *b*, *c*) pour un certain nombre de formes solitaires ou coloniales. J'ai moi-même réussi souvent, par l'acide acétique

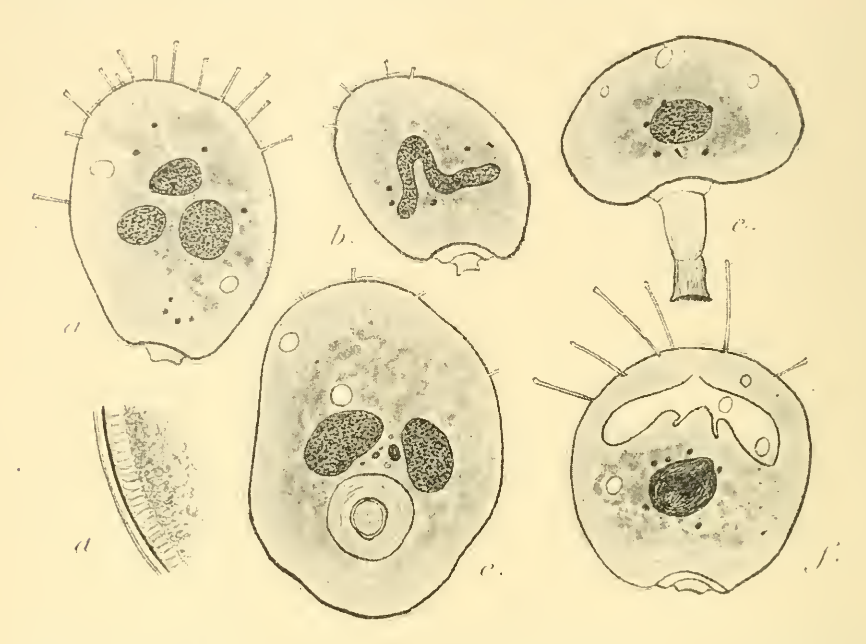


FIG. III. — *Discophrya cybistri* n. sp., × 450. Vert de méthyle acétique-glycérine ; *a* et *b*, exemplaires montrant bien la zone alvéolaire du plasma cortical ; macronucléus fragmenté ou rameux ; 4 à 8 micronucléi ; *c*, exemplaire à style anormal ; *d*, pellicule, ectoplasme et couche alvéolaire du plasma cortical à un fort grossissement (× 1500) ; *e*, individu à style très court et vu de face (insertion excentrique) ; *f*, exemplaire à macronucléus fibreux et cavité embryonnaire.

dilué suivi de glycérine, à isoler l'une de l'autre les deux couches tégumentaires, par suite de la rupture des travées qui les joignent, chez les *Opercularia* diverses des Dytiques et des Hydrophiles. On obtient aussi parfois ce résultat sur coupes, quand la fixation est mauvaise et l'on constate que les travées se colorent en *vert* au Prenant, de même que la pellicule, l'ectoplasme seul étant *rouge*, comme chez *Choanophrya*.

C. PLASMA CORTICAL.

De même que l'ectoplasme, le plasma cortical existe (plus ou moins différencié) chez tous les Infusoires suceurs. Il se confond naturellement

avec la face interne de l'ectoplasme lui-même, dans les cas où celui-ci est du type crustiforme. Il n'a jamais de limites nettes vis-à-vis de l'endoplasme que d'une manière exceptionnelle.

Signalé à diverses reprises par HERTWIG, MAUPAS, FRAIPONT, ROBIN, etc., il ne fut distingué nettement de la membrane ectoplasmique que par ISHIKAWA (1896). Cet auteur l'aperçut, chez son *Ephelota bütschliana*, comme une mince bordure hyaline, extrêmement peu colorable, à texture homogène et sans inclusions d'aucune sorte ; la présence de ces dernières marque l'entrée dans l'endoplasme. Je l'ai retrouvé pareil chez *E. gemmipara*, extrêmement distinct sur les préparations à l'hématoxyline ferrique (fig. 40 à 44, pl. III), mais beaucoup moins sur celles à la méthode de Mann (fig. de la pl. VI).

Chez certaines *Discophrya*, telles que *D. cybistri* (fig. III *a*, *b*, et *d*, p. 28) et *D. ferrum-equinum* (fig. XCVI *b*, p. 367), on observe au-dessous de la couche sidérophile équivalant à l'ectoplasme, une rangée d'alvéoles très distinctes qui ne peuvent être attribuées qu'au plasma cortical. Une telle structure d'ailleurs est connue chez les Ciliés à tégument très développé, tels que les *Nassula* et les *Urocentrum* (voir BÜTSCHLI 1887-89, p. 1278 et aussi SCHEWIAKOFF 1889, p. 25, 29, 51, et fig. 43-46, pl. III et 76-78, pl. VI).

D. MYONÈMES.

Il existe, chez beaucoup de Protozoaires (en particulier des Grégarines et des Infusoires ciliés), des différenciations superficielles qui, par leurs connexions et sans doute leur origine, se rattachent très étroitement à l'appareil tégumentaire. Elles sont douées à un haut degré de propriétés contractiles et sont capables de fonctionner comme fibrilles musculaires ; on les nomme des *myonèmes*.

Chez les Acinétiens qui sont des êtres peu mobiles, leur présence est assez rare ; on les rencontre çà et là, comme à l'état d'épave, de souvenir hérité sans doute d'ancêtres fort lointains, soit pendant le stade adulte, soit dans la vie embryonnaire. C'est ainsi qu'on retrouverait la trace atrophiée du *système musculaire ascendant* des VORTICELLIDAE dans le faisceau divergent de « fibrilles de soutien », qu'avait décrit PLATE (1888) chez *Stylocometes* et que j'ai revu moi aussi sur ce même Acinète. On devrait, pour pousser la comparaison jusqu'au bout, assimiler au « plasma cortical » toute la partie du corps extérieure aux fibrilles, ainsi qu'il est classique de le faire pour les Infusoires discotriches. Cette interprétation,

déjà proposée par Bütschli (1889, p. 1848) me paraît la seule acceptable (1).

Un tel exemple nous permet d'homologuer maintenant, d'une manière à peu près certaine, avec ce même faisceau, le curieux appareil basal que mon ami Chatton a bien voulu me signaler chez les individus proboscidiens d'*Opryodendron trinacrium* et que je reproduis ici d'après ses préparations (fig. IV *a* et *b*). Il consiste en un paquet compact de filaments très réfringents, intensément sidérophiles, qui prennent leur insertion au niveau du style, à peu près vers le milieu de la face inférieure. Ils montent ensuite verticalement, traversant le corps entier suivant l'axe, à moins qu'ils ne soient déviés



Fig. IV. *Ophryodendron trinacrium* (Gruber), × 500. Coloration *in toto* à l'hématoxyline ferrique (préparation de E. Chatton). Chez les deux individus, tubes internes des suçoirs formant un *chiasma* dans les trompes et faisceau fibrillaire (*myonèmes ?*) allant de la base de ces dernières au sommet du pédoncule. En *a*, macronucléus à nombreux nucléoles : deux micronucléi ; en *b*, macronucléus à 1 seul gros macrosome : 4 micronucléi et cavité embryonnaire qui refoule latéralement le faisceau sidérophile.

(1) Je ne signale que pour mémoire l'hypothèse d'après laquelle les baguettes de *Stylocometes* représenteraient *des rayons de la sphère attractive détachés du centrosome* » et seraient par là même « *homologues aux fils axiaux des pseudopodes d'Héliozoaires* » (Sand, 1901, p. 58). Malgré son intétêt phylogénétique évident (au sens où l'entendait l'auteur, dans le passage que j'ai cité), ce rapprochement ne se prête guère à l'examen approfondi : d'une part, parce qu'il n'existe (à ma connaissance du moins), aucune trace de « centrosome » chez aucun Acinétien (chap. II, p. 94) · d'autre part, parce que les fibrilles basilaires de *Stylocometes* n'ont aucun rapport possible avec les tentacules et que ceux-ci (quoi qu'en dise Sand, 1901, p. 57) ont partout la même structure dans l'étendue du groupe entier, ainsi qu'il sera démontré plus loin (chap. II, p. 45).

de cette même position (comme sur la fig. IV *b*) par la présence accidentelle d'une cavité embryonnaire. Les diverses fibrilles commencent à s'écarter à partir du tiers inférieur de la hauteur de l'Acinète et leur extrémité distale s'insère à l'ectoplasme vers la base des trois trompes. Comme *Ophryodendron trinacrium* paraît être, *in vivo*, un animal peu contractile, il y a lieu de se demander si ces baguettes de cytoplasme plus condensé sont bien de vrais « myonèmes » ou simplement des fibrilles de soutien, analogues aux « tonofibrilles » des cellules de Métazoaires.

Il n'importe d'ailleurs en rien, au point de vue *phylogénique* : car un élément donné peut fort bien, au cours de l'évolution d'un groupe, s'adapter à des conditions différentes, changer son rôle et sa fonction, sans cesser d'être un seul instant comparable avec lui-même, à travers toute une série de formes étroitement parentes. Une objection plus grave, pour l'homologie proposée, serait (au moins en apparence) la position très nettement « *endoplasmique* » du faisceau basilaire ; mais la difficulté paraîtra beaucoup moins grande si l'on veut bien songer aux rapports que présentent quelques Vorticelliens plus ou moins aberrants tels que *Opercularia* (*Cochlearia*) *Faurei* (Collin 1910 *a*), chez lesquels les myonèmes, extrêmement contractiles, forment un cordon massif qui parcourt l'animal *suivant l'axe*, sur les deux tiers au moins de la hauteur du corps.

Toute autre est la valeur des *myonèmes transverses*, parallèles aux rangs de cils, que j'aurai plus tard à décrire sur toute la face ventrale des embryons d'*Ephelota gemmipara* et chez divers *Hypocoma*. Ils n'ont point d'homologues connus jusqu'à présent chez les Vorticellides, sinon peut-être, et en partie, chez les formes pourvues d'un réseau musculaire, par ex. *Campanella* (voir Schröder, 1906 *a*).

§ II. — Endoplasme et ses enclaves.

A. Substance fondamentale.

Si on le suppose débarrassé de toutes ses inclusions grossières, c'est-à-dire à peu près tel qu'on l'observe par places, sur un animal éclairci par un jeûne prolongé, l'endoplasme des Suceurs apparaît comme une masse homogène et fluide, brassée dans sa totalité par de lents courants de cyclose (chap. VIII p. 276). Je me suis en vain efforcé de saisir *in vivo* ces structures alvéolaires si bien représentées par Bütschli (1892, pl. II, fig. 7) sur un jeune Acinète qui correspond probablement à *Periacineta*

Buckei (S. Kent) (voir fig. XCII, p. 354), puis par SCHEWIAKOFF (**1893**) chez *Tokophrya cyclopum* et chez *Trichophrya cordiformis.* FILIPJEV (**1910**, p. 120) les signale également, mais sans y insister, chez *Tokophrya quadripartita.*

Sur les préparations fixées, et surtout sur les coupes, la structure alvéolaire est presque toujours fort nette avec des objectifs puissants (imm. homog. 1/12 × comp. ocul. 8 ou 12), tantôt très fine et régulière (fig. 68, 69, pl. IV), tantôt un peu plus fruste (fig. 79 à 96, pl. V) ; mais je ne me suis pas attaché à en reproduire l'aspect sur les figures exécutées à des grossissements plus faibles, parce qu'elle devient alors extrêmement peu perceptible. Pour l'interprétation qu'il convient d'en donner, je me rallie presque entièrement aux idées émises sur ce sujet par E. FAURÉ-FREMIET (**1910** *a*) au cours de la très intéressante étude qu'il donne du plasma des Ciliés : se basant à la fois sur l'observation *in vivo* et sur celle *post mortem*, l'auteur conclut au maintien de la vieille conception du « sarcode » homogène et sans structure de DUJARDIN (**1841**) et MAUPAS (**1883**), regardant les « alvéoles » de l'école de BÜTSCHLI (au moins celles de l'endoplasma) comme de purs artefacts produits par coagulation.

Une position moyenne est adoptée par PROWAZEK (**1910** *a*, p. 10 et 11) lequel admet pour le plasma un état structural polymorphe et changeant, tantôt alvéolaire et tantôt homogène. Le même auteur indique ailleurs (**1910** *b*, p. 227) qu'à l'état non comprimé aucune structure nette n'est perceptible dans l'endoplasme de *Colpidium colpoda,* ni par les moyens optiques ordinaires, ni par l'éclairage spécial de l'ultramicroscope (condensateur paraboloïde de Zeiss) ; à part les granules d'excrétion (lamprogranula) et les vacuoles contractiles ou alimentaires, il paraît presque « optiquement vide ». La structure alvéolaire devient fort nette par compression (changement d'état subit du plasma colloïde), mais pour disparaître aussitôt que la compression cesse. Elle est donc anormale.

B. INCLUSIONS DIVERSES.

Sur les coupes colorées par l'hématoxyline ferrique et différenciées à point (par ex. fig. 68, pl. IV), l'endoplasme paraît semé de multiples granules ponctiformes, de dimensions immesurables (au-dessous de 0,1 μ) et situés d'ordinaire aux « points nodaux » des alvéoles. Ces inclusions ne sont pas visibles et sans doute n'existent pas dans le plasma vivant ; on les voit se former avec une grande rapidité dès que celui-ci

s'altère par suite du manque d'oxygène, ou encore par l'action de quelque substance toxique, et ils entrent de suite en danse brownienne active : le plasma est passé de l'état de « colloïde vrai » à celui de « suspensoïde ».

Si nous ne tenons pas compte de ces infimes granulations qui répondent probablement aux « cytomicrosomes » des auteurs, nous pourrons distinguer, dans le plasma des Acinètes, trois catégories d'inclusions :

1° Les *éléments sphérulaires* albuminoïdes (*sphéroplastes*) n'ayant aucun rapport direct avec la nutrition ;

2° Les *enclaves alimentaires* de nature très diverse ;

3° Les *granules d'excrétion.*

Sur la formule précise et la répartition des éléments du premier groupe je ne possède actuellement que des données trop fragmentaires pour qu'il soit de quelque intérêt d'y insister ici ; la plupart devront sans doute prendre place à côté des formations décrites par FAURÉ-FREMIET (1904 *a*, et *b*; 1905 *b, f, g* ; 1906 *a, b* ; 1907 *b* et 1910 *a*), chez les Infusoires ciliés et chez d'autres Protozoaires, sous le nom de « *sphéroplastes* », et assimilées par lui à l'*appareil mitochondrial* des cellules de Métazoaires.

Les enclaves du deuxième groupe comprennent l'ensemble des éléments absorbés au moyen des suçoirs, ainsi que les produits qui en dérivent directement (substances assimilables et substances de rebut). Ce sont principalement : des sphères protoplasmiques, des sphères huileuses qui noircissent par l'acide osmique (PLATE 1886 et 1888, ISHIKAWA 1896, SAND 1901, MARTIN 1909 *b*, p. 383), des sphères de « tinctine », colorables comme le noyau et se trouvant en effet toujours de provenance nucléaire, enfin des résidus pigmentaires ou autres (trichocystes, némotocystes, etc.). L'origine et la valeur de toutes ces inclusions, ainsi que le sort différent qui leur est réservé, pourront être étudiés seulement dans la suite (chap. VII, p. 265), en même temps que les phénomènes concernant la nutrition.

Quant aux grains d'excrétion, qui représentent, comme ceux des Infusoires ciliés, le terme extrême du métabolisme trophique, la « substance de désassimilation » fabriquée par le cytoplasme et rejetée ensuite par lui (chap. VII, p. 272), leur existence pouvait être prédite *a priori* chez tous les Acinétiens. Déjà BÜTSCHLI (1889, p. 1851) proposait, avec une certaine réserve, cette interprétation pour les granules brillants observés par WRZESINOWSKI (1877) chez *Discophrya Lichtensteinii*, par STEIN (1854) chez cette même espèce et chez *D. Steinii*, et enfin par KEPPEN (1888) chez *Acineta papillifera.* Il les figure lui-même plus tard

(1892, pl. II, fig. 7) chez *Periacineta Buckei* (voir p. 31) et tout récemment FILIPJEV (1910, p. 120) établit leur biréfringence chez *Tokophrya quadripartita*, comme MAUPAS (1883) l'avait fait avant lui pour ceux des Infusoires ciliés. Comme le remarque l'auteur russe, on les voit d'autant mieux quand les exemplaires sont à jeun et débarrassés par là-même de toutes les autres inclusions (voir mes fig. x *a* et *b*, p. 71) (1).

Quant à la nature chimique de la substance dont ces grains sont composés, elle n'a encore été l'objet d'aucune recherche approfondie, pour le groupe des Acinètes. Les quelques réactions que j'ai pu effectuer concordent assez bien avec celles indiquées pour les grains des Ciliés; on sait que les cristaux maclés que l'on rencontre fréquemment chez ces derniers Infusoires et en particulier chez les Paramécies (*Paramœcium aurelia*) seraient formés par un phosphate bicalcique ou tricalcique (SCHEWIAKOFF 1894) et non par de l'acide urique comme l'avait cru MAUPAS et après lui RHUMBLER (1888). D'une manière provisoire, nous pouvons supposer la même composition pour ceux des Acinètes, mais non la tenir pour démontrée (2).

La taille des grains d'excrétion est toujours assez faible (1 à 2 μ au plus) ; leur forme est irrégulière, et ne m'a jamais semblé bien nettement cristalline. Comme le remarque FILIPJEV, « ils ne sont pas présents chez tous les exemplaires ». On les trouve isolés, ou par petits groupes, mais sans contact entre eux ; c'est seulement chez *Pseudogemma Fraiponti* que j'ai rencontré parfois des concrétions volumineuses, à divers stades de développement (fig. 56, 57, 58, pl. IV). La coloration de Prenant leur avait communiqué comme un reflet verdâtre, dû peut-être uniquement aux substances mucoïdes enrobant les granules ; la vacuole qui les entoure sur les deux derniers exemplaires est certainement un artefact. Il s'agit, d'autre part, sans aucun doute possible, de produits d'excrétion, non de résidus alimentaires, puisque *Pseudogemma* est une forme parasite.

(1) L'observation de WRZESNIOWSKI, d'après qui les granules seraient inclus, à plusieurs, dans des « vésicules » spéciales, me paraît avoir trait plutôt à des sphérules de nutrition très pâles, avec grains réfrigents, considérées à tort comme étant des « vacuoles ». J'ai observé maintes fois des formations très comparables, incolores ou d'un jaune-verdâtre, chez *Dendrocometes* (« pigments d'excrétion » de BÜTSCHLI et PLATE), chez *Tokophrya cyclopum* (fig. XXII *a* à *d*. p. 113) et chez *Rhynchophrya* (fig. XCVIII *e*, p. 375). Les « grains brillants » inclus proviendraient alors de la proie.

(2) C'est par suite d'une confusion du texte de BÜTSCHLI (1889, p. 1851) avec les résultats d'analyse obtenus par SCHEWIAKOFF sur les seules Paramécies, que nous lisons dans SAND (1901, p. 35) : « SCHEWIAKOFF (94) a démontré l'existence de granules d'excrétion chez *Tokophrya Steinii*, *Tokophrya Lichtensteinii* et *Acineta papillifera* ; leur composition est : $(PO^4)^2Ca^3$ ou $(PO^4)^2 Ca^2H^2$. » — Or SCHEWIAKOFF n'a jamais démontré rien de tel, pour la simple raison qu'il ne cite, au cours de son travail, aucun nom d'Acinète comme étant relatif à ses observations propres.

§ III. — Tentacules.

A. Morphologie externe (forme et distribution).

Les *tentacules* sont, à beaucoup près, les organes les plus hautement caractéristiques de l'organisme des Acinètes; d'où le nom d'Infusoires « tentaculifères », souvent donné au groupe entier. A l'exception de quelques formes ecto- ou endoparasites, qui se nourrissent par osmose, d'une manière exclusive, pendant tout ou partie du cycle évolutif (*Sphærophrya* p. p. *Endosphæra, Tachyblaston* et *Pseudogemma*), tous les Acinétiens sont pourvus de cette sorte d'appendices (1).

Bütschli (**1889**, p. 1852) distinguait parmi ceux-ci « deux formes fondamentales, mais qui semblent reliées entre elles par des passages très progressifs »: d'une part les tentacules « en aiguillon ou en épine », plus étroits au sommet qu'à la base, et terminés en pointe aiguë ; d'autre part, ceux qui sont « d'égal diamètre sur toute leur étendue », et coupés carrément ou renflés à leur extrémité distale (1).

Comme exemples de la première forme, que j'appellerai « *type conoïde* » Bütschli cite les tentacules des Dendrocometidæ (g. *Dendrocometes* et *Stylocometes*), qui sont de petits tubes très courts, protractiles et rétractiles, portés à l'extrémité de « bras » simples ou rameux, prolongements du corps lui-même et non faisceaux de suçoirs soudés, comme l'admettait Maupas (**1881**) ; puis les prétendus « tentacules ravisseurs » des Ephelotidæ (g. *Ephelota et Podocyathus*) ; enfin les appendices encore énigmatiques d'une forme qui paraît jusqu'ici très aberrante : *Thaumatophrya trold.*

La deuxième catégorie comprend au contraire les suçoirs de tous les autres Acinètes.

Or, j'ai montré (**1907**), précisant les données d'Hertwig (**1876**) et confirmant les faits déjà connus grâce au travail d'Ishikawa (**1896**), que les appendices préhenseurs (Fangfäden) des Ephelotidæ n'ont ni la forme, ni la structure, ni la valeur morphologique des suçoirs vrais (Saugröhren) ; il serait même désirable qu'on cesse de leur appliquer le terme de « ten-

(1) Les *Pseudogemma* d'*Acineta papillifera* (*Ps. Keppeni n. sp.*) en auraient quelquefois aussi, d'après Keppen **1888**, p. 50). L'auteur ne donne aucune figure à l'appui de cette observation, et, comme je n'ai moi-même jamais rien vu de semblable chez les autres espèces du genre (*Ps. Fraiponti* et *Ps. pachystyla*), je crains qu'il n'ait confondu avec ces parasites qu'il prenait pour des « bourgeons », de véritables embryons d'*Acineta papillifera* développés en adultes *in situ* d'une manière anormale.

(1) Delage et Hérouard (**1896**, p. 503) ont proposé les noms de « styliformes » et « capités » pour désigner respectivement ces deux catégories d'appendices ; mais le 2e terme ne convient pas, car une partie seulement des tentacules du 2e type sont munis en permanence d'un bouton terminal. (Voir plus loin, p. 37).

tacules », puisque celui-ci répond, chez les autres Acinétiens, à un concept structural très nettement défini.

Au contraire, les suçoirs coniques de *Dendrocometes* et *Stylocometes*, malgré leur aspect un peu aberrant, sont de vrais tentacules, pareils à ceux des autres formes par les traits essentiels de leur constitution. Ils fonctionnent du reste comme eux (chap. VII p. 252 et 259). Il en est sans doute de même pour la partie distale et rétractile des appendices de *Thaumatophrya*, tandis que l'éminence sur laquelle chacun d'eux repose serait simplement comparable aux « bras » de *Stylocometes* et aux digitations en forme de bouteille dont il sera question bientôt pour *Dactylophrya* (voir fig. XCIV, p. 359).

Les suçoirs de la deuxième catégorie (soit du *type cylindroïde*) présentent selon les cas, trois modes de terminaison bien distincts : ou bien, ils sont « *tronqués* » (fig. VI *a*, p. 43) c'est-à-dire coupés carrément, sans aucune dilatation terminale ; ou bien, ils s'évasent en une cupule formant ventouse et sont « *infondibulés* » (fig. VI *b*) ; ou enfin, ils sont surmontés d'un bouton renflé subsphérique beaucoup plus large que le corps même de l'organe ; c'est la forme « *capitée* », dite encore « en tête d'épingle » (fig. VI *c*). Le premier mode se trouve seul chez les *Ophryodendron*, à l'exclusion de deux espèces certainement plus primitives (*O. trinacrium* et *O. conicum*) lesquelles sont pourvues de suçoirs capités typiques. Le deuxième mode est propre aux tentacules assez larges ou très larges, tels les suçoirs des *Choanophrya* (fig. LXXI, p. 260), *Rhynchophrya* (fig. XCVIII, p. 375), *Ephelota* et *Podocyathus* (fig. CVII, p. 415 et fig. CVIII, p. 416), tandis que la terminaison capitée n'existe en général que pour les appendices très grêles, tels que ceux des *Podophrya*, *Sphærophrya*, *Tokophrya*, *Acineta*, etc. (fig. VIII, p. 60 ; XIV, p. 92 ; XXIX, p. 128 ; XL, p. 156).

Un exemple fort net à l'appui de cette opinion est celui donné par MAUPAS (1876) pour *Podophrya libera* et pour *P. Maupasii* ; les tentacules extrêmement longs et minces de la première espèce sont toujours capités, tandis que ceux de la deuxième, plus courts et plus massifs, sont au contraire terminés en cupule évasée. On observe d'ailleurs toutes les transitions possibles entre les trois modes indiqués, et cela quelquefois dans une seule et même espèce. Que l'on considère une quelconque de ces *Discophrya* très aplaties des Coléoptères aquatiques (*D. Steinii*, *D. cybistri*, *D. acilii*, etc.) aussitôt après l'avoir isolée par grattage des élytres de son hôte : aucun tentacule n'est visible (fig. III *c*, p. 28) ; tous se sont rétractés

sous l'influence de la secousse. Mais après quelques instants (fig. III *e*), on les voit proéminer faiblement, puis s'étaler de plus en plus (fig. III *a* et *f*), tout d'abord terminés par une simple surface tronquée comme ceux des *Ophryodendron*. Ils ne prennent le plus souvent la forme infondibulée qu'après étalement complet. Enfin, si l'observation se prolonge sans renouvèlement d'eau ou encore si l'on exerce une pression sur le couvre-objet, la première trace d'altération consiste en ce que les tentacules deviennent fort nettement capités. Cette altération cesse, si l'on ramène à temps les conditions normales. Le mécanisme par lequel les trois aspects décrits se peuvent succéder sur un seul et même organe, se trouvera de lui-même expliqué dans la suite, par l'étude de la structure fine.

Filipjev (**1910**, p. 122) a remarqué aussi comment la capitation disparaît, chez *Tokophrya quadripartita*, dès que le tentacule se rétracte et G. Entz *senior* (**1902**, fig. 7 et 8, pl. V) figure côte à côte, pour les suçoirs volumineux d'*Acineta tripharetrata*, les terminaisons infundibulée, tronquée et capitée. Quant à la fine pointe aiguë par laquelle finiraient les suçoirs, d'après Stein (**1854**), chez *Discophrya cothurnata* et *Tokophrya carchesii*, je crois avec Bütschli, qu'elle ne répond pas sans doute d'une façon très exacte à la structure réelle, ainsi qu'aux documents que nous possédons par ailleurs (Lachmann **1856**, fig. 14 et 15, pl. XIV ; Claparède et Lachmann, *Etudes*, III, fig. 7, pl. I, 1 à 4 et 6 à 8, pl. IV ; Keppen, **1888**, fig. 52 et 53, pl. IV) sur chacune de ces espèces. La même pointe est encore figurée récemment par Hickson et Wadsworth (**1909**, pl. X, fig. 36, 37, 38 et 45) pour les tentacules d'*Urnula* ; ces figures sont trop insuffisantes, au point de vue cytologique, pour permettre d'en tirer une conclusion définitive (1).

Le *nombre* des suçoirs est rarement bien défini. Il n'y en a jamais qu'un seul chez deux genres très différents : *Hypocoma* et *Rhyncheta* ; ailleurs, leur nombre varie de un ou quelques-uns (*Acinetopsis*, *Urnula*, *Rhynchophrya*) à une centaine et plus (*Dendrosoma*, *Dendrosomides*, *Paracineta multitentaculata* (2) et divers *Orphryodendron*).

Par suite même de leur rôle actif dans la capture et la succion des

(1) D'après Keppen aussi (**1888**, p. 15), pour la capture des zoospores d'Algues, les tentacules normaux et capités d'*Acineta papillifera* s'allongeraient démesurément en devenant pointus et presque comparables d'aspect aux organes préhenseurs des Ephelotidæ. Il y aurait, d'après lui, transformation temporaire des « *Saugröhren* » en « *Fangfäden* », ce qui, pour les raisons de structure qui seront exposées plus loin, est entièrement inadmissible. La proie ne saurait d'antre part être ingérée à la base de l'organe, ainsi que l'auteur l'admet d'une manière hypothétique, tandis qu'il représente (fig. 55, Pl. V) la capture habituelle par le sommet du tentacule.

(2) *In* Sand (**1901**, p. 174 et 281).

proies, les tentacules se localisent aux points les plus saillants du corps et les plus exposés au contact. D'où une série croissante de spécialisations progressives, à partir des formes sphériques (*homaxones*) qui sont certainement les plus simples, au point de vue géométrique, sinon les plus anciennes et les plus primitives. Chez ces dernières, comme je l'ai dit plus haut (chap. I, p. 16), nous trouvons les tentacules également répartis sur la surface entière et s'irradiant à la fois suivant toutes les directions.

A mesure que la symétrie *monaxone* s'accentue, les suçoirs tendent à se grouper vers la face apicale de l'Infusoire, tantôt distribués sans ordre sur toute son étendue laissée libre par la loge ou la coque, s'il y en a une (*Acineta* de la deuxième série, *Discophrya* des premières et troisième séries, *Paracineta*, *Choanophrya* et *Rhynchophrya*. *Ephelota* et *Podocyathus*), tantôt au contraire disposés par faisceaux rayonnants autour de centres définis (*Acineta* de la première série, *Tokophrya*, *Discophrya* de la deuxième série, *Thecacinata*, *Periacineta* et *Solenophrya* p. p., la plupart des *Trichophrya*, *Lernœophrya*, *Dendrosoma* et *Dendrosomides*, *Staurophrya*, *Astrophrya*, etc.). La première disposition sera dite « dispersée » et la deuxième « fasciculée ».

Dans la plupart des cas, le faisceau de suçoirs repose sur une simple hernie de cytoplasme clair, sorte de coussinet basal assez peu rétractile (fig. 17, pl. I). Mais chez les formes plus évoluées sous ce rapport, le faisceau acquiert plus d'indépendance et garnit l'extrémité d'une éminence bien définie, qui peut à volonté faire saillie, ou s'invaginer. On ne saurait donner un exemple meilleur de ce genre de structures que les « lobes tentaculifères » latéraux des *Acineta tuberosa* et *papillifera* qui proéminent hors de la loge à l'état d'extension (fig. 22 et 33, pl. II), puis se retournent en formant comme des poches protectrices pendant la rétraction (fig. 23, 26,27, pl. II).

C'est encore à la même série qu'appartiennent à la fois la « trompe » des *Ophryodendron* et celle des *Rhyncheta*, la première terminée par un grand nombre de tentacules, la deuxième par un seul très court, le « Ventil » de ZENKER (**1866**). Les formes inférieures du genre *Ophryodendron*, telles que *O. conicium* et *O. trinacrium* (fig. IV, p. 39) offrent même une transition extrêmement curieuse entre les faisceaux de suçoirs pareils à ceux des *Acineta* et les trompes proprement dites des espèces plus évoluées (*O. abietinum*, *O. porcellanum*, etc.).

Les « bras » rameux de *Dendrocometes* occupent une place fort isolée,

tandis que les bras simples de *Stylocometes* se relient étroitement aux prolongements coniques qui supportent les suçoirs chez *Dactylophrya* et *Thaumatophrya*.

B. Structure fine.

La structure des tentacules (je veux dire des « *tubes suceurs* », car celle des appendices pointus des Ephelotidae sera décrite à part) a fait l'objet d'un très grand nombre de théories diverses, d'autant plus proches en général de la réalité que les observations sur lesquelles on les basait avaient été effectuées sur des espèces plus favorables, quelle que soit par ailleurs la date de ces observations.

C'est ainsi que Zenker (1866), sur une forme à très larges suçoirs (*Choanophrya infundibulifera* Hartog, parasite des Cyclops) décrivait d'une manière presque correcte la structure de ces organes ; tandis que tout récemment, un éminent cytologiste, M. Heidennain (1911, p. 1894 et suiv.), sur deux espèces examinées par lui à propos de recherches générales sur la contractilité musculaire, n'a pu voir ni pellicule recouvrante à la surface des tentacules, ni canal à leur intérieur (1). C'est pourquoi, il considère les tentacules des Acinètes (d'une manière *générale*, sans doute, bien qu'il ne le dise expressément) comme « *des filaments plasmatiques d'une certaine rigidité, massifs et sans enveloppe, et tirés à la règle* » ; en d'autres termes, comme étant de simples pseudopodes de sarcode *orienté*, « à structure métafibrillaire ». Or, c'est là, ainsi que j'aurai à le démontrer plus loin (p. 43), le résultat très incomplet d'une étude *in vivo* et en milieu normal, absolument insuffisante pour les cas difficiles.

Contrairement aux conclusions émises par Maupas (1881, p. 349 et suiv.), citées et adoptées dans la plus large mesure par Keppen (1888, p. 19), la prétendue variabilité de structure des suçoirs d'Acinétiens est un aspect tout subjectif, en entier dépendant de nos moyens d'observation. En fait, ces organes sont construits, dans l'étendue du groupe entier, suivant un plan fondamental unique et seules les dimensions des parties composantes sont sujettes à varier d'une façon considérable.

Sur tout suçoir bien étudié, on devra distinguer, de l'extérieur vers l'intérieur :

(1) Ces deux espèces sont d'une part une forme sphérique libre (*Sphærophrya* ou *Podophrya ?*) à tentacules fort minces ; d'autre part un « *Acineta* » donné sans nom d'espèce, mais qui est certainement, d'après les figures de l'auteur, *Metacineta mystacina*, sous sa forme la plus typique (cf. fig. LIII *a* à *d*, p. 187).

1° La *gaine pelliculaire;*

2° Le *plasma cortical* fluide ;

3° La *paroi du canal interne.*

La présence d'un revêtement tégumentaire, prolongement direct de la pellicule du corps, à la surface des tentacules est admise d'une façon générale, par tous les auteurs récents à partir de BÜTSCHLI (**1889**), exception faite toutefois de HEIDENHAIN (**1911**) dans le travail déjà cité. Cette pellicule formant « gaine » autour du plasma liquide qui garnit l'intérieur, est observable *in vivo* sur la plupart des formes ; en tous cas, là même où elle n'apparaît pas nettement ainsi (*Podophrya*, *Sphærophrya*, quelques *Acineta* ou *Paracineta*, *Metacineta mystacina*), sa colorabilité spéciale la révèle sur les coupes. Elle présente les mêmes caractères que la pellicule du corps, sauf qu'elle paraît un peu plus mince (voir fig. 59, 60, 64, à 68, 73 et 74, pl. IV). On la suit sans difficulté jusqu'au sommet du tentacule.

On doit homologuer au « *plasma cortical* » le liquide peu réfringent, hyalin et sans inclusions, qui garnit l'espace compris entre la gaine pelliculaire et la paroi du canal interne. Il est réduit naturellement à une épaisseur minime (0,1 μ environ), sur les suçoirs les plus ténus, et n'apparaît, sur coupes, que comme un liseré clair séparant les deux parois. On ne saurait mieux le comparer qu'à la mince lamelle d'huile qui, dans un corps de pompe, s'interpose entre le piston et le cylindre où il se meut (voir fig. 67). En le représentant sur une coupe optique transversale, chez *Discophrya elongata* (voir fig. VI *f*, p. 43), BÜTSCHLI (**1892**, pl. IV, fig. 6) y dessine une rangée d'*alvéoles* que je n'ai pu apercevoir sur aucun Acinétien, même sur des espèces infiniment plus favorables, telles que *Choanophrya infundibulifera* (fig. XXIII *f*, p. 114 et 73, pl. IV) et surtout *Rhynchophrya palpans* (fig. XCVIII, p. 375) ; je le tiens donc pour homogène. Chez la dernière espèce citée, si l'on observe un tentacule qui se meut encore faiblement, tout au début de la nécrose par désoxygénation, on pourra voir à l'intérieur un mouvement brownien intense d'innombrables granules ponctiformes qui résultent d'un précipité formé par coagulation partielle du plasma cortical (fig. XCVIII *e*). Ils s'agitent dans l'espace compris entre la gaine relativement très large et le canal très étroit. Un phénomène pareil peut être constaté aussi sur un grand nombre d'autres formes, bien qu'avec une évidence moindre, et c'est sans aucun doute à cette altération qu'il convient de rapporter les « granules en enclave » qui sont visibles, d'après KEPPEN (**1888**, p. 17) à l'immer-

sion 1/18, dans la paroi des tentacules, chez *Acineta papillifera.*

De toutes les parties du suçoir la *paroi du canal interne* est celle au sujet de laquelle il semble régner encore le plus d'obscurité, dans les descriptions des auteurs. Commençons par écarter de suite l'opinion à coup sûr erronée soutenue par MAUPAS (**1881**) pour *Sphærophrya magna* et étendue ensuite par SAND (**1901**, p. 55 et suiv.), à tous les Acinétiens. Il y aurait au centre du tentacule, le traversant de part en part selon l'axe, une « *baguette massive d'endoplasme* » qui serait la « *substance axiale* », et se continuerait seule à l'intérieur du corps. Outre qu'on ne saurait expliquer, si cette structure était réelle, le mécanisme intime du phénomène de la succion (chap. VII, p. 263), il apparait manifestement sur les coupes chez toutes les espèces favorables, (fig. 40 et 44, pl. III, fig. 73, 74, pl. IV) que l'axe du tentacule est un *canal optiquement vide.* En dehors du moment même où il est parcouru par le courant des particules alimentaires émanées du corps de la proie (fig. V, *b*, p. 43 et fig. LXXII, p. 265) il ne contient qu'un liquide hyalin, dont la composition diffère sans doute fort peu de celle de la masse d'eau ambiante.

L'existence d'une *paroi membraneuse différenciée* limitant le canal interne, par rapport au plasma cortical qui l'entoure, a été signalée pour la première fois par PLATE (**1886**) pour les très courts suçoirs de *Dendrocometes* ; l'auteur parait l'admettre aussi, d'une manière moins explicite, pour *Stylocometes* (**1888**) ; mais BÜTSCHLI l'élève au rang de structure d'ordre général : « A mon avis, dit-il (**1889**, p. 1856), il s'agit probablement dans l'un et l'autre cas, d'une différenciation plus ou moins évidente du plasma tentaculaire en une *lamelle limitante comparable à la pellicule* et qui peut naturellement se trouver, selon les cas, plus ou moins difficile à mettre en évidence. »

Cependant, des auteurs récents ont contesté ce point : SCHEWIAKOFF (**1893**) ne dit mot d'une paroi du canal chez *Tokophrya cyclopum*, non plus que G. ENTZ *senior* (**1902**) chez *Acineta tripharetrata*, et FILIPJEV (**1910**) déclare même en termes exprès : « *Eigene Wandungen besitzt der Kanal nicht* » (p. 128), au cours de son étude sur *Tokophrya quadripartita.* Le même auteur me prête d'ailleurs, au sujet des suçoirs d'*Ephelota gemmipara*, une opinion que je n'ai jamais soutenue, au moins dans les mêmes termes : (COLLIN « *vermuthet dass die Körperpellicula sich auf die innere Verlängerung des Tentakels umschlägt* »). Or, une telle interprétation de la structure des tentacules n'a encore été donnée, à ma connaissance du moins, que par HARTOG (**1902** et **1906**, p. 159), à la suite de ses recher-

ches sur *Choanophrya* et *elle est inexacte*, ainsi que je vais le démontrer.

Sans doute, le tube interne du suçoir est en contact et même, pourrait-on dire, en *continuité de substance* avec la pellicule, par son bord supérieur ; il n'en est pas le simple prolongement, au point de vue morphologique, car sa nature est différente. Par l'ensemble de ses réactions vis-à-vis des colorants, il se rapproche bien plus de la couche ectoplasmique sidérophile que du revêtement pelliculaire. Comme la première, il se colore en *rouge* ou violet, non en bleu, par le Mann (fig. 104 et 105, pl. VI) ; en *rouge* et non en vert, par la méthode de Prenant (fig. 68, 73 et 74, pl. IV), si l'on pousse assez loin la différenciation après l'hématoxyline ferrique.

C'est pourquoi j'ai pu écrire (**1907**, p. XCVII) que le tube interne du tentacule devait être considéré comme résultant d'une « invagination profonde » *de la couche sidérophile* (ectoplasme), et non pas de la pellicule qui forme la gaine externe seule. Et je maintiens cette opinion. L'ectoplasme n'est pas, il est vrai, au contact direct du tube interne, sur l'Acinète adulte ; il est même perforé par lui (voir les figures citées et fig. 70, pl. IV). Mais le tube interne en provient au cours de l'ontogénèse (chap. IV, p. 182) ; il se détache ensuite, devenant libre par en haut et fait en même temps hernie en entraînant la pellicule. Le plasma cortical s'insinue dans l'espace qui sépare les deux tubes, et ainsi se trouve établie la structure définitive (1).

Mais ce n'est pas seulement sur les préparations fixées (et en particulier sur coupes) que l'on peut étudier, d'une manière approfondie, la structure des tentacules. Les phénomènes d'altération qui surviennent naturellement, par suite d'une nécrose lente en milieu confiné (entre lame et lamelle, par exemple, au bout d'un certain temps), sont aussi fort instructifs. Chez *Discophrya Steinii* (fig. V *a*), on observe des suçoirs plus ou moins rétractés, ayant perdu en général leur aspect rectiligne, et sur lesquels on distingue bien : d'une part, la pellicule gonflée et distendue par accumulation d'eau dans le plasma cortical : d'autre part, le tube interne, beaucoup plus résistant et encore inaltéré. Leurs rapports ne peuvent être nulle part saisis avec une netteté plus grande. Chez les

(1) L'hypothèse de la pénétration *totale* des tentacules dans le corps, à travers le tégument, admise par HERTWIG (**1876**) et MAUPAS (**1881**) pour le cas d'*Ephelota*, se trouve donc à rejeter. Elle n'est exacte qu'en partie : le tube interne *pénètre seul et ne perfore que l'ectoplasme*, puisque la pellicule le revêt. Cette interprétation avait déjà été suggérée par BÜTSCHLI (**1889**, p. 1858) à titre d'hypothèse probable. — D'autre part, STEIN (**1854**) admettait chez *Discophrya Steinii* et *D. cothurnata*, deux téguments superposés, dont le plus intérieur devait se prolonger seul à la surface des tentacules, l'externe étant troué par eux ; c'était là précisément l'inverse de la structure réelle.

espèces à suçoirs très grêles, telles que *Metacineta mystacina* (l' une des formes précisément que HEIDENHAIN étudia en vain), on obtient tout

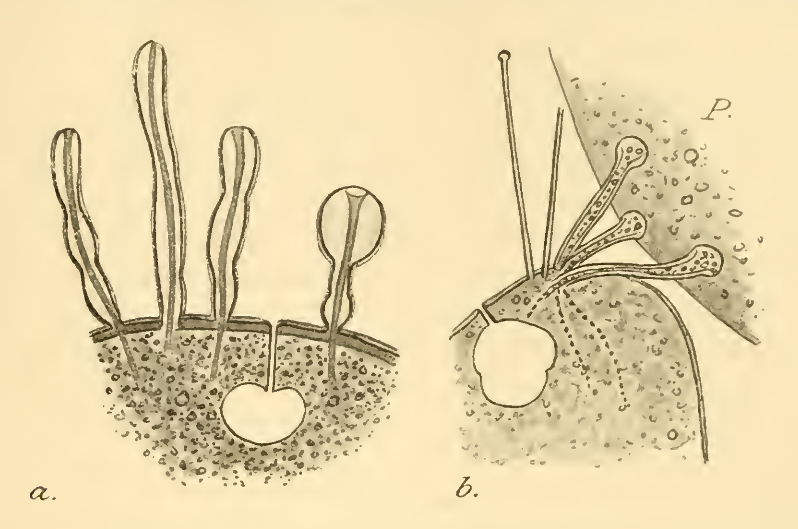


FIG. V. *a*, *Discophrya Steinii* (CL. et L.), × 1500. Tentacules très altérés en milieu désoxygéné, pour mettre en évidence la paroi propre du canal ; *b*, *Tokophrya cyclopum* (CL. et L.), × 1250. Cinq tentacules dont 3 gonflés par la succion de la proie (P), laissant voir dans leur axe le courant des granules qui se continue dans l'endoplasma. En *a* et *b*, vacuole contractile et canal.

d'abord, par ce même procédé, la formation locale de varicosités ; à l'intérieur on voit nettement passer la paroi du canal, ainsi que MAUPAS l'a

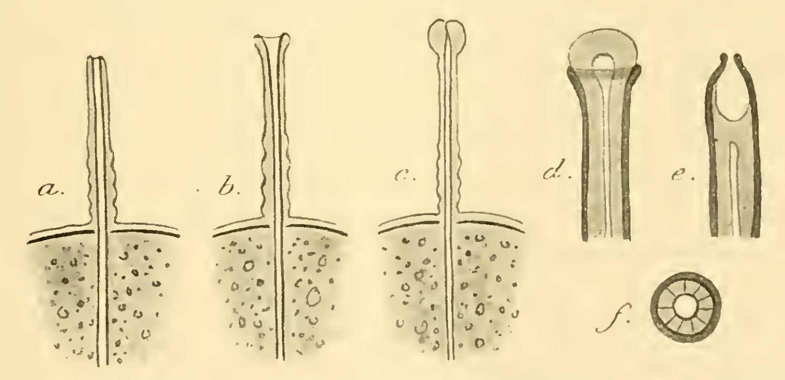


FIG. VI, *a*, *b*, *c*. Diagrammes schématiques, pour la structure des tentacules à terminaison tronquée (*a*), évasée (*b*), ou capitée (*c*) ; *d*, *e*, extrémité d'un suçoir de *Tokophrya quadripartita* (CL. et L.) en extension, puis en rétraction, d'après FILIPJEV (**1910**) ; *f*, coupe optique transversale d'un suçoir de *Discophrya elongata* (CL. et L.) avec plasma cortical alvéolaire, d'après BÜTSCHLI (**1893**).

figuré (**1881**, fig. 4, pl. XIX) chez *Sphærophrya magna*. Puis, le phénomène s'accentuant (surtout si l'on ajoute une trace d'ammoniaque ou de potasse très diluée) la pellicule se dissout en entier, ou plutôt se liquéfie

par *décoagulation*, et le liquide qui en résulte, uni au plasma cortical, se forme en gouttelettes le long du tube interne mis à nu par endroits. On a tout à fait l'image de perles de passementerie enfilées sur un cordon ou de sphérules fluides sur un axe métallique.

De ces faits, et surtout de la figure donnée pour *Discophrya Steinii*, il résulte avec évidence : 1° que le canal possède une paroi propre, d'une résistance relative assez grande, et constitue un squelette « *solide* » (au sens physique du mot), un « *gel* » à forme définie et durable, au sein du plasma cortical liquide ; 2° que la pellicule formant gaine ne se termine point par un *bord libre épaissi*, laissant saillir par intervalles une sphère de cytoplasme nu (« *nakte Plasmakugel* »), laquelle constituerait le bouton terminal, comme l'a cru FILIPJEV (**1910**, p. 122). Je reproduis ici ses dessins (fig. VI *d*, *e*) pour opposer comparativement sa conception et la mienne propre représentée par trois diagrammes (fig. VI *a*, *b*, *c*).

Mes figures montrent, d'autre part, comment les trois modes de terminaison qui ont été décrits (p. 36) peuvent résulter mécaniquement de la structure même du suçoir et de la résistance inégale des parois. Si la ligne circulaire de jonction entre la pellicule et le canal interne, au sommet de l'organe, a la même élasticité que le reste, mais pas plus, la forme sera simplement *tronquée* (fig. VI *a*) ; si au contraire, elle représente une région plus extensible, elle tendra à se constituer (par l'effet de la turgescence générale du corps et de l'afflux constant du plasma cortical) en un bourrelet saillant évasé vers le dehors, d'où l'aspect en cupule (forme *infondibulée :* fig. VI *b*) ; enfin si la dilatation s'accentue et s'étend en même temps à une zone plus considérable autour de la limite fictive, il y aura formation d'une couronne renflée qui se transforme bientôt en bouton subsphérique, au centre duquel le canal se trouve presque oblitéré ; c'est la forme *capitée* (fig. VI *c*). On reproduirait sans peine ces différents aspects avec deux tubes de caoutchouc de diamètre inégal, insérés l'un dans l'autre et réunis en haut par une suture plus élastique, si l'on injectait par en bas, dans l'espace qui les sépare, un liquide ou un gaz sous pression.

On comprend également pourquoi des suçoirs terminés en cupule, comme ceux des *Discophrya* d'eau douce prennent la forme capitée dès qu'ils commencent à s'altérer, la zone de raccord, plus molle, se trouvant la première atteinte. Au contraire, dans la rétraction, cupule et bouton terminal disparaissent chez les espèces qui en possèdent, toutes les fois que, par suite du raccourcissement du tube interne à parois con-

tractiles (chap. VIII, p. 286), la région dilatable se trouve ramenée à l'intérieur du manchon pelliculaire. Elle n'exerce plus alors aucune action sur la forme du tentacule, lequel redevient tronqué (1).

Pour en avoir fini avec la structure des suçoirs, il ne reste plus à parler que de quelques détails concernant les « *prolongements internes* ». Comme je l'ai dit plus haut déjà (p. 42) ils sont constitués d'une manière exclusive par la paroi différenciée du canal axial qui se continue dans l'endoplasme, jusqu'à une certaine distance au-dessous du point de pénétration, parfois même (fig. 65, pl. IV) presque jusqu'à la base du corps.

Leur présence est générale et a pu être constatée chez toutes les espèces étudiées par des méthodes cytologiques ; on les trouvera sans aucun doute là même où des auteurs récents, comme G. ENTZ (1902), pour *Acineta tripharetrata*, n'ont pas encore réussi à les mettre en évidence. SAND ne cite qu'*une* exception : « Les tentacules de *Stylocometes*, dit-il (1901, p. 57) *ne présentent pas de prolongements internes ;* mais de la plaque basale, un faisceau de baguettes diverge vers le noyau ». Ayant déjà précisé (p. 29) la valeur de celles-ci, je me contenterai de rappeler qu'elles n'ont absolument rien de commun avec des tubes tentaculaires, lesquels sont ici présents à leur place habituelle. Le canal interne des suçoirs, nous dit en effet PLATE (1888), s'arrête à la base des bras et ne pénètre pas ou fort peu dans le corps proprement dit. Mais, puisque les bras eux-mêmes sont des prolongements du corps, la chose n'importe guère au point de vue morphologique ; toute la partie du canal qui succède au suçoir terminal fort court et traverse le bras, est pleinement équivalente aux prolongements tentaculaires des autres Acinètes.

Quand les tentacules sont placés radiairement sur une surface hémisphérique, qu'il s'agisse d'un dôme terminal unique, comme chez *Paracineta crenata* (fig. 65, pl. IV) ou de plusieurs lobes arrondis, comme chez *Ophryodendron trinacrium* (fig. IV *a* et *b*, p. 30), il arrive nécessairement que les prolongements internes se croisent tous à peu près au même point, ou *chiasma*, et divergent ensuite suivant une aire conique. Or, ce point de croisement est souvent le lieu d'élection de structures particulières dont le rôle est certainement de consolider les suçoirs. Tantôt, c'est un simple cône assez mal limité de plasma dense, plus colorable, tel que celui

(1) J'ai observé une fois sur les huit tentacules suceurs d'un seul et même exemplaire d'*Ephelota gemmipara*, la très curieuse malformation suivante : le contact semblait s'être rompu entre la gaine pelliculaire et la partie réfléchie formant le tube interne, puis la rupture cicatrisée après un certain glissement des deux tubes, de sorte que chacun des suçoirs présentait à peu près l'image d'une sorte de trompette à double pavillon. Je ne saurais indiquer quelle pouvait être l'origine de cette difformité dont je n'ai plus jamais rencontré d'autre exemple (voir p. 289, fig. LXXVII *a*).

décrit par Filipjev (**1910**, fig. 5 et 6, pl. VIII) chez *Tokophrya quadripartita* et rencontré par moi aussi, d'une manière très inconstante, chez *Tokophrya cyclopum* (fig. 87, 90, 91, pl. V). Tantôt c'est un collier de perles sidérophiles, plus ou moins différenciées au sein d'un empâtement, comme chez *Dendrosomides paguri* (fig. 17, pl. I), ou encore une plaque massive en lentille plan convexe, qui se résout en fibrilles, ou même disparaît complètement dans certaines conditions de culture, comme chez *Discophrya elongata* (Collin, **1911**, fig. IV et VIII).

A côté de ce dernier exemple, il convient sans doute de rappeler celui d'*Ephelota bütschliana*, chez qui Ishikawa (**1896**) décrit un faisceau fibreux annulaire placé à la partie équatoriale du corps et maintenant liés en gerbe lâche, non seulement les tubes internes des tentacules suçeurs, mais aussi les paquets de filaments axiles qui servent de squelette aux appendices préhenseurs.

Chez quelques autres formes, sans doute plus évoluées à ce point de vue spécial, on observe non pas un appareil de soutien *collectif*, pour l'ensemble des tentacules, mais des différenciations indépendantes, affectées à chaque suçoir d'une manière *individuelle*. Ainsi chez *Paracineta crenata* (fig. 65, 66, pl. IV) sur une certaine longueur à partir de son point de pénétration dans le corps, chaque tube axial est entouré d'une sorte de gaine sidérophile très dense, laquelle m'a paru résulter de l'enroulement à tours serrés, d'une spirale granuleuse (1). Chez *Rhynchophrya palpans* (fig. XCVIII *a*, *b*, *c*, p. 375) et chez *Discophrya Steinii* (fig. 68, pl. IV) l'appareil est plus condensé et n'est représenté que par un bouchon conique, perforé par le tube interne et situé immédiatement sous l'ectoplasme. Par contre, sur des Acinétiens de plus faibles dimensions, trouvés sur les mêmes Dytiques que *Discophrya Steinii* et que je crois devoir considérer comme formes jeunes de cette espèce, les suçoirs étaient garnis, sur tout leur parcours interne, d'une spirale granuleuse fort nette (fig. 11, pl. I). Cette spirale, en se condensant progressivement dans la direction du point de sortie du tentacule, donnerait ainsi naissance à l'appareil compact et massif que l'on trouve chez l'adulte.

C. Valeur morphologique.

La structure fine des tentacules étant ainsi connue, il reste à chercher avec soin de quels autres organes, parmi ceux des différents groupes

(1) L'idée s'offre de suite d'un rapprochement possible entre cette gaine sidérophile et la *spire mitochondriale* qui sert si fréquemment de squelette aux spermies des Métazoaires (Benda, 1897, Koltzoff, **1906**, etc.); mais je n'ai pas réussi à la colorer encore par une méthode bien spécifique et sa nature reste douteuse.

de Protistes, il y aurait lieu de les rapprocher. Les hypothèses émises jusqu'à présent sur ce sujet peuvent être groupées comme suit, d'après leur ordre d'apparition :

1° *Théorie de l'homologie avec les pseudopodes* et en particulier avec ceux des Sarcodaires supérieurs (Radiolaires-Héliozoaires). C'est l'idée à laquelle se rallient, plus ou moins explicitement, presque tous les anciens auteurs : EHRENBERG (1838), DUJARDIN (1841), WEISSE (1847), PERTY (1852) et STEIN (1854). Elle fut reprise plus récemment, d'une manière très détaillée, par MAUPAS (1881), KEPPEN (1888) et SAND (1901).

2° *Théorie de l'indépendance absolue*, d'après laquelle les tentacules suçeurs sont des organes *sui generis* propres au groupe des Acinètes et sans équivalents dans les autres séries. Elle fut soutenue surtout par CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-61), HERTWIG (1876), FRAIPONT (1877-78) et PLATE (1888).

3° *Théorie de l'homologie avec les « tentacules » de Ciliés gymnostomides* (*Actinobolus, Mesodinium,* etc.). La comparaison fut faite pour la première fois par STEIN (1867) à l'occasion de sa description d'*Actinobolus radians*, et poursuivie principalement par MERESCHKOWSKY (1882-83 : polémique avec MAUPAS) et par G. ENTZ (1882, 1884).

4° *Théorie de l'homologie avec les cils des Ciliés*, esquissée par GEGENBAUR (1870), ressuscitée depuis, mais d'une manière insuffisante, à titre de simple indication, par HICKSON (1903).

5° *Théorie de l'homologie avec la bouche des Ciliés* (*Enchelines ou Vorticellides*). Cette conception qui est la dernière en date, et peut-être la plus exacte, a été développée uniquement par BÜTSCHLI (1889, p. 1859 et 1869-70); j'ai déclaré m'y rallier (COLLIN 1907), pour les suçoirs d'*Ephelota*.

Des arguments divers que l'on peut opposer à la comparaison faite par MAUPAS (1881, p. 253 à 259) et reproduite en entier par SAND (1901, p. 66 à 70), entre suçoirs et pseudopodes, je n'en retiendrai qu'un seul, indiqué par BÜTSCHLI (1889, p. 1867); il repose à la fois sur la structure du tentacule et sur son mode de fonctionnement. Quand il existe un *axe* à l'intérieur des pseudopodes (Radiolaires, Héliozoaires, et certains Mastigamœbiens : GOLDSCHMIDT, 1907), cet axe est purement squelettique et moteur, jamais formé par la paroi d'un *canal alimentaire*, librement ouvert au dehors. Que la digestion ait lieu à l'extérieur du corps, dans le réseau des pseudopodes, comme chez beaucoup de Fora-

minifères du groupe des « *Reticulosa* », ou au contraire à l'intérieur, comme chez *Actinosphærium*, *Actinophrys* et *Mastigamœba*, le courant de transport est toujours « dans toute la masse du pseudopode » (Bütschli), ou bien encore à sa surface, « *jamais dans l'axe seul* ». C'est par cela en particulier que la prétendue « succion » des Vampyrelles, encore tout récemment invoquée par Calkins (**1910** *a*, p. 51) au sujet des Acinètes, diffère d'une manière absolue de la succion de ces derniers.

Quant aux sept autres considérations que Sand (**1901**, p. 71-72) a cru devoir ajouter à la thèse de Maupas, elles sont toutes également sans valeur. J'y ferai ces simples remarques :

1° Les *varicosités* qu'on observe parfois à la surface des tentacules (Maupas, Sand, pl. III, fig. 2) ne sont que des altérations produites par le ramollissement local de la gaine pelliculaire (voir p. 43).

2° La *colarabilité par la méthode de Heidenhain* est une raison bien peu solide pour décider de l'homologie de deux organites cellulaires ; elle indique au plus la possession commune d'une structure moléculaire très dense avec laquelle coïncident (du moins dans le cas présent) des propriétés spéciales de contractilité.

3° La *structure tubulaire de l'axe des pseudopodes* chez *Camptonema nutans* (Schaudinn **1896**) est sans doute intéressante ; elle ne prouve en aucune façon l'existence d'un *canal* ayant les mêmes fonctions que dans les tentacules d'Acinètes.

4° Le *mode même de capture des proies*, chez cet Héliozoaire, rappelle fort bien comme le dit Sand, le phénomène pareil chez une *Ephelota*, mais il s'agit uniquement dans cette comparaison, du rôle joué par les *appendices préhenseurs*, lesquels n'ont rien de commun (Collin, **1907**) avec les suçoirs d'Acinètes.

5° Le fait que ces derniers organes, comme ceux des Héliozoaires, *se raccourcissent après la capture de la proie*, est une simple analogie, dénuée de toute importance au point de vue qui nous occupe.

6° L'*existence très précoce* des tentacules des gemmes chez *Ephelota gemmipara* et *Podocyathus diadema*, leur persistance à l'état enkysté chez la première espèce citée, sont des faits très exacts ; mais, j'ignore en quoi ils démontrent l'idée d'une parenté possible de ces organes avec les pseudopodes à filament axile, comme ceux des Héliozoaires. Quant à la *préexistence des suçoirs chez les embryons d'Acinètes*, pendant le stade mobile, Sand y croit *par hypothèse*, car le passage cité par lui, d'après Claparède et Lachmann, pour *Tokophrya quadripartita*, n'établit abso-

lument rien ; c'est une supposition gratuite formulée par ces auteurs. Il se trouvera qu'en fait, les suçoirs préexistent chez quelques *Acineta*, ainsi que mes observations l'établissent (chap. IV, p. 174), tandis qu'on n'en rencontre précisément pas trace chez les *Tokophrya*. Comme les deux précédents, du reste, ce fait est sans rapport avec la question d'homologie.

7° Enfin, *Thaumatophrya trold* n'engloutit pas sa proie « *à la manière des Sarcodaires* » (soit par un point quelconque de la surface du corps), mais bien *à la manière des autres Acinètes et des Infusoires ciliés*, c'est-à-dire par un orifice défini et permanent, qui n'est autre que le canal d'un suçoir rétracté et démesurément élargi (1).

La deuxième théorie, celle que j'ai appelée « de l'indépendance absolue », se contente d'affirmer la nature *sui generis* des tentacules d'Acinétiens ; elle ne fournit par conséquent matière à aucune discussion spéciale, mais il n'y aurait lieu de l'accepter, qu'après avoir démontré l'impuissance de toutes les autres hypothèses.

La troisième prétend s'appuyer sur la présence d'organes tentaculiformes chez quelques Infusoires ciliés, qui appartiennent tous également à la série unique des Gymnostomides (*Gymnostomata* BÜTSCHLI). Le plus anciennement connu est *Actinobolus radians* (STEIN, **1867**), mais la structure fine de ses appendices, telle que l'ont révélée les recherches de R. ERLANGER (**1890**) ne permet plus d'accepter même l'idée d'un rapprochement. Du reste, la manière dont fonctionnent ces organes offensifs porteurs de trichocystes a été récemment observée et décrite par CALKINS (**1910** *a*, p. 50 et **1910** *b*, p. 76) et ne ressemble en rien à celle que l'on connaît chez les suçoirs des Acinètes, pas davantage non plus à celle des axopodes préhenseurs des *Ephelotidae*. BÜTSCHLI a eu raison de placer au voisinage immédiat d'*Actinobolus radians*, le curieux *Ileonema dispar* (STOKES **1884**) qui ne possède qu'un seul appendice similaire situé au sommet du corps et à proximité de l'orifice buccal. Enfin les appendices capités prébuccaux de *Mesodinium pulex*, sur lesquels MERESCHKOWSKY (**1882-1883**) a appelé pour la première fois l'attention (l'espèce était connue de CLAPARÈDE et LACHMANN sous le nom erroné d' « *Halteria pulex* ») n'ont certainement rien de commun avec des suçoirs vrais, car ils n'ont pas de tube interne. L'étude de ces diverses formes sera d'ailleurs reprise d'une manière détaillée (chap. XI, p. 317) au point de

(1) J'ai décrit tout récemment (**1912**) un curieux Rhizopode lobé, *Chlamydamœba tentaculifera* COLLIN, entouré d'une coque glutineuse et présentant des pseudopodes que traverse selon l'axe un « *tube interne* » membraneux, servant à l'ingestion des proies, comme l'organe de même nom dans les tentacules d'Acinètes. C'est là un cas intéressant comme « phénomène de convergence, » mais *sans valeur phylogénique*.

vue plus général de leurs affinités prétendus avec le groupe des Acinètes.

Je ne m'attarderai pas longtemps à la quatrième hypothèse, d'après laquelle les suçoirs sont placées sur la même ligne évolutive que les *cils* des Ciliés et proviendraient, en fait, de ces derniers organes, par différenciation progressive. Seul Hickson (**1903**, p. 370) a donné quelques détails sur cette évolution qu'il propose à la place de celle adoptée par Bütschli et comme étant « plus simple ». La forme de transition serait le tentacule pointu des Ephelotidae (appendice préhenseur) qui a encore la forme du « cirre », pas de canal probable, et simplement au centre un axe de cytoplasme fluide (?) et réfringent. Plus tard serait venu le tentacule suceur, de forme cylindrique, à structure tubulaire et sommet capité. Or, cette conception comporte deux inconvénients graves : d'une part, on prend comme point de départ une forme de tentacules *fort rare*, représentée seulement dans deux genres qui se trouvent être, à tous égards, les plus différenciés du groupe entier, et cette forme diffère tellement du tentacule suceur, par sa structure intime, qu'on ne voit absolument pas comment elle pourrait y conduire. D'autre part, les cils sont des appendices formés de *cytoplasme nu ;* ils peuvent se souder entre eux, en groupements complexes (cirres, membranules, ou membranelles), leurs granules basilaires restant presque toujours distincts ; ils ne sauraient donner naissance au tentacule d'Acinétien (préhenseur ou suçeur), lequel est un prolongement du corps revêtu d'une pellicule. Il faudrait par ailleurs, si l'on voulait être logique, homologuer le prolongement interne du suçoir avec une *racine ciliaire*, ou un faisceau de telles racines, ce qui n'explique en rien la présence du canal.

La cinquième et dernière théorie, proposée par Bütschli, au contraire des précédentes, n'a fait que croître en vraisemblance à mesure que la structure des tentacules s'est trouvée mieux connue. Déjà, au sujet du tube interne des suçoirs d'*Ephelota*, l'auteur fait remarquer (**1889**, p. 1859) qu'un organe qui s'enfonce ainsi dans l'endoplasme et s'y ouvre à plein canal « *n'est pas sans ressemblance avec le tube œsophagien d'une Encheline ou le profond pharynx de beaucoup de Vorticellides* ». Et plus loin (*ibid.* p. 1869-70), il développe longuement les motifs d'une pareille comparaison. Il paraît attacher une importance spéciale au fait que chez certains Acinétiens, par exemple *Hypocoma* (on pourrait, avec Hickson **1903**, ajouter aussi *Rhyncheta*), il n'existe jamais qu'un tentacule unique, et que chez quelques autres (*Choanophrya*, d'après Zenker **1866**, et *Stylocometes*, d'après Plate **1888**) le développe-

ment commence avec *un* tentacule, auquel d'autres s'ajoutent ensuite (voir BÜTSCHLI p. 1911). Telle serait la marche suivie au point de vue phylogénique : il y aurait *multiplication progressive des organes*, à mesure que s'effectue l'évolution du groupe ; et l'auteur cite comme référence les Porpites et les Vélelles (1).

Je laisse ici de côté, comme touchant de beaucoup trop près au problème des origines (chap. XI, p. 322) la question de la *régression possible de la bouche primitive*, entraînant avec elle (si on l'admet comme établie) la *néoformation de tous les tentacules*. Leur nombre plus ou moins grand perdrait alors toute importance et il n'y aurait plus aucun motif valable pour déclarer « plus primitives » les formes qui demeurent pourvues d'un tentacule unique.

Au point de vue *structural*, la presque identité de constitution d'un pharynx de cilié et d'un tentacule d'Acinète me semble résulter d'une manière assez nette de l'interprétation déjà donnée (p. 40) des diverses

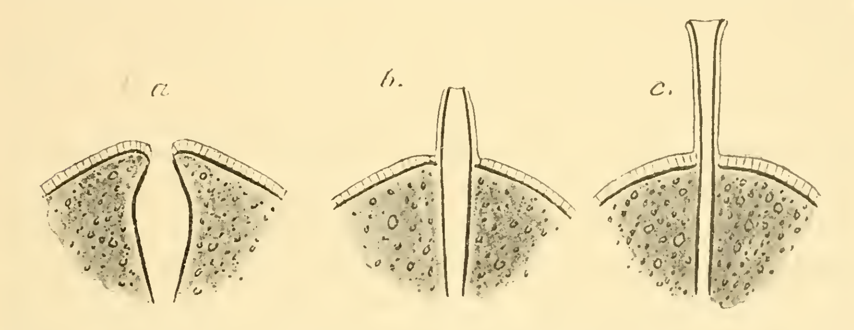


FIG. VII. *a*, *b*, *c*, trois stades hypothétiques montrant la transformation possible d'un pharynx de Cilié en suçoir d'Acinète.

parties qui composent ce dernier et je me contente de résumer, par les diagrammes de la figure VII, les trois stades principaux d'une évolution théorique conduisant de l'un à l'autre. Au point de vue *fonctionnel*, l'analogie profonde qui existe également entre eux apparaîtra d'elle-même par l'étude attentive des phénomènes de la *succion* et de la *déglutition*; car les Acinètes, eux aussi, ingèrent parfois des proies d'un volume considérable, tout à fait à la façon des Ciliés les plus voraces (chap. VII, p. 257).

(1) Etant donnée la possibilité d'interpréter la structure de ces Siphonophores dans le sens de la théorie dite *coloniale* ou *polypersonnelle* (PERRIER, HAECKEL, etc.), je préférerais substituer à ce dernier exemple celui des curieuses planaires à pharynx multiples (MRAZEK, 1903), qui sont bien certainement des *individus simples*.

D. Appendices préhenseurs.

Comme je l'ai dit plus haut (p. 35), ces appendices que l'on pourrait nommer aussi « faux-tentacules », les opposant aux suçoirs vrais, n'existent que chez deux genres composant à eux seuls la famille des Ephelotidæ : les genres *Ephelota* et *Podocyathus*. Ils y sont distribués sur la face apicale entière, par rangées concentriques peu nettes, autour du groupe central formé par les suçoirs ; ce n'est que chez une forme extrêmement différenciée (*Ephelota bütschliana*) que des cycles bien définis, ayant chacun leurs caractères propres, ont pu être distingués.

Leur structure est partout la même et présente à considérer : une *gaine pelliculaire* qui prolonge directement la pellicule du corps, un contenu liquide répondant au « *plasma cortical* » des suçoirs et enfin un ou plusieurs *filaments squelettiques*.

La pellicule qui revêt les appendices préhenseurs est d'une extrême ténuité ; elle se poursuit sans aucun doute sur leur longueur entière et se termine en cœcum. *Il n'existe jamais en ce point aucune trace d'orifice, ni de canal interne*, contrairement à l'hypothèse formulée par Bütschli (p. 1860) (1) et acceptée ensuite par Delage et Hérouard, au cours du premier tome de leur « *Zoologie concrète* » (**1896**, p. 503). Cette pellicule se liquéfie d'une manière très rapide, dès que l'animal se trouve placé dans des conditions mauvaises, et, par son peu de résistance, c'est presque un *périplaste* plutôt qu'une membrane vraie. Sand pourtant (**1901**, p. 52) dit l'avoir *isolée*, par écrasement du corps ; il est vrai qu'il ne précise pas si les « tubes » observés par lui représentaient le revêtement des appendices préhenseurs, ou celui des suçoirs, ou les deux à la fois, et qu'ainsi quelque doute persiste, touchant cette observation. Je n'ai jamais réussi, pour ma part, à l'effectuer de nouveau, malgré des tentatives nombreuses.

Un caractère particulier de la gaine des « *fangfäden* » est la présence constante de très nombreux granules de taille régulière (environ 0,2 μ), faisant saillie à sa surface et en même temps, autant qu'il semble, partiellement inclus dans sa masse. Ils sont très visibles *in vivo*, par leur forte réfringence (fig. lxxvii, p. 289) et se conservent également bien sur les préparations fixées (fig. lxi, p. 215 et fig. 40, 43, 44, pl. III). Ce sont eux principalement qui, en se groupant en rangs serrés pendant la con-

(1) Voici le texte même auquel je fais allusion : « An den dicken kurzen Saugröhren der *Epheloten* ist nach Hertwig, Maupas u. A. die Mündung recht deutlich. Wir zweifeln nicht, dass sie überall in ähnlicher Weise wiederkehrt *und auch den Greiftentakeln nicht fehlt* ».

traction (fig. LXXVII *c*, *e*, *f*) concourent à renforcer le relief des plis en accordéon formés par la pellicule et donnent l'illusion de cette « spirale tentaculaire » entrevue par HERTWIG (1876, fig. 8, pl. I), par FRAIPONT et par KENT. Ils constituent aussi certainement en partie les « *perles* » décrites par SAND (1901, p. 52) les seules, à mon avis, réellement existantes, car *il n'y en a jamais sur aucun tentacule suceur.*

Je n'ai pu recueillir encore d'indications précises sur leur nature *chimique*, car aussitôt la pellicule dissoute (fig. LXXVII *g*, *h*, *i*), ils se dispersent et entrent en danse brownienne dans le liquide ambiant, où on les perd bientôt, au milieu des multiples granules produits par la désagrégation du plasma. Au point de vue *physiologique*, leur localisation très précise sur les seuls appendices préhenseurs semble indiquer nettement leur rôle de *granules adhésifs*, facilitant la capture de la proie, laquelle peut avoir lieu en n'importe quel point, sur toute la longueur de l'organe. Je les crois homologues aux curieux « *Klebkorner* » décrits à la surface d'un Mastigamœbien (*Mastigella vitrea*) par GOLDSCHMIDT (1907) et retrouvés aussi, chez l'Héliozoaire *Actinophrys sol*, par DISTASO (1908).

Le *plasma cortical* qui remplit le tube conique formé par la pellicule, présente les mêmes caractères que dans les tentacules suceurs; c'est aussi une substance hyaline et fluide, capable de former çà et là des accumulations locales qui donnent à l'appendice un aspect variqueux déjà remarqué par HERTWIG (1876, pl. I, fig. 8, *à gauche*) et résultant dans tous les cas d'une altération de la gaine (voir p. 288 et fig. LXXVII *d*).

Mais ce qui caractérise nettement les appendices préhenseurs par rapport aux suçoirs et les écarte de ces derniers d'une manière définitive, c'est la présence à leur intérieur d'un ou plusieurs *filaments squelettiques* tout à fait comparables à ceux qui parcourent l'axe des pseudopodes d'Héliozoaires. Ces filaments se forment de bonne heure dans le corps des embryons (fig. 100 et 101, pl. VI) et il n'y en a jamais qu'un seul, au début, pour chacun des tentacules. Leur calibre originel est d'une extrême ténuité (environ 0,1 μ à 0,2 μ), mais il s'accroît ensuite, à mesure que l'appendice lui-même se développe, sans dépasser jamais (pour les pseudotentacules les plus anciennement formées, chez les plus grands individus) environ 0,6 μ. Leurs substance est homogène et réfringente, observable *in vivo* en milieu hypotonique, très colorable par l'iode, par l'hématoxyline ferrique (fig. de la planche III) et surtout par l'éosine dans la méthode de

Mann (fig. 100, 101, 105 et 110, pl. III). Dans la coloration de Benda, par la Safranine-Lichtgrun, ils conservent la safranine d'une manière très élective. Par contre, ils sont rouges au Biondi, ou encore par l'hémalun-éosine, d'un vert brillant par le bleu polychrome de Unna, de même que par la méthode de Cajal au carmin boracique et carmin d'indigo picrique. Ce sont là des réactions des substances *musculaires* et en particulier des *myonèmes* dans les coupes d'Infusoires. J'établirai d'ailleurs, d'une manière plus précise, la contractilité des filaments axiles, dans la partie physiologique (chap. VIII, p. 288).

Chez l'espèce japonaise sur laquelle Ishikawa (1896) fit connaître pour la première fois l'existence de ces structures, par l'étude de coupes sériées (*Ephelota bütschliana*), il y a, pour les deux cycles d'appendices principaux (l'un situé à la périphérie de la face apicale et l'autre entourant l'équateur), quatre fibrilles par appendice, exactement parallèles entre elles et toujours orientées suivant un plan radial, par rapport au grand axe du Tentaculifère. Pour les appendices accessoires, de moindre taille (les uns disséminés sur le sommet du corps, les autres en cercle autour du style), il n'y a qu'un ou deux filaments, de plus faibles dimensions.

On n'observe jamais, chez les autres *Ephelota* que j'ai pu moi-même étudier, en particulier chez *E. gemmipara*, une pareille régularité dans le nombre et l'ordonnance des axes squelettiques. Les « tentacules préhenseurs » de l'âge le plus ancien, sans doute (en tous cas les plus développés), sont ceux de la périphérie ; ils contiennent tantôt deux, tantôt trois filaments inégalement robustes et dont un seul en général atteint le voisinage de l'extrémité libre. Les autres s'arrêtent plus ou moins haut, souvent avant d'avoir parcouru la moitié de l'appendice, ou même à son tiers inférieur (voir fig. LXI, p. 215, et fig. 40 à 43, pl. III) ; ils représentent par conséquent des formations complémentaires, *d'âge récent par rapport à l'axe primitif*. Et de même qu'il se crée sans cesse de nouveaux appendices de capture pendant tout le cours de l'existence d'un exemplaire d'*Ephelota*, il se crée sans cesse aussi de nouveaux axes squelettiques. Les plus gros seulement parmi eux laissent voir, sur les coupes transversales étudiées à un fort grossissement, une structure tubulaire ; du moins les voit-on composés d'une substance axiale incolore et d'une écorce plus colorable. En coupe optique longitudinale, cet aspect simule aisément celui d'un « filament double », formé de deux lignes parallèles étroitement accolées, ainsi que l'a décrit sans doute à tort Ishikawa

(1896) chez *E. bütschliana* (voir Collin 1907, p. XCVII et ici même, fig. 52, pl. III, partie gauche de la figure) (1).

La même structure tubulaire se retrouve, comme je l'ai dit déjà (p. 48) dans le filament central des axopodes rayonnants d'un grand Héliozoaire : *Camptonema nutans*, d'après la description de Schaudinn (1896), et peut-être également chez d'autres formes du même groupe qui, par suite de leur taille moindre, ne se prêtent guère à l'étude de détails aussi ténus. J'ai cru en particulier saisir ce caractère sur des coupes extrêmement minces de la variété marine d'*Actinophrys sol*, à plasma non vacuolaire.

Ainsi se trouverait précisée la comparaison, déjà faite par Ishikawa, entre les filaments axiles des pseudopodes d'Héliozoaires et ceux des appendices préhenseurs des Ephelotidae. Il existe toutefois entre eux une différence fondamentale, au point de vue de leur origine et de leurs rapports respectifs avec les autres parties de l'organisme cellulaire : les premiers viennent reposer, dans la majorité des cas, soit sur un noyau central unique (*Actinophrys*), soit sur des noyaux multiples (*Camptonema*), soit sur un « corps central » émané du noyau et jouant le rôle de centrosome (*Acanthocystis*, *Raphidiophrys*, *Vagnerella*). Les seconds sont *sans rapport aucun avec l'appareil nucléaire, mais au contraire tendus d'ectoplasme à ectoplasme*, à la façon des myonènes (myonèmes ascendants et rétracteurs du disque) chez les Infusoires péritriches. Je ne veux point dire par là que je les considère comme étant *homologues* avec ces derniers éléments, mais seulement comme formés de même, *en cours d'évolution*, par mécanomorphose, sur le parcours habituel des ondes de contraction.

Sur les exemplaires jeunes d'*Ephelota gemmipara* (fig. 42, pl. III), on suit sans difficulté le trajet presque rectiligne des axes squelettiques, depuis leur point de pénétration dans le corps, à la base des appendices, jusqu'à leur insertion sur la face basilaire, juste au niveau du pédoncule (voir même disposition sur la fig. 110, pl. VI). Ishikawa signale aussi (1896, p. 123 et fig. 3, pl. XII) des rapports équivalents pour les filaments axiles de l'un des cycles tout au moins, chez *E. Bütsch-*

(1) Je profite de l'occasion pour rectifier deux inexactitudes légères que renferme l'analyse donnée par Sand (1901, p. 58) des résultats d'Ishikawa. L'auteur belge dit en effet, d'une part, qu'Ishikawa « décrit, chez *E. bütschliana*, les tentacules comme dépourvues de pellicule » : ce qui est en contradiction avec le texte original (p. 122), au moins pour ce qui concerne les appendices préhenseurs. D'autre part, il indique que dans les tentacules suceurs (il écrit « *préhenseurs* » par lapsus), « les filaments réunis forment un tube »; touchant cette assimilation que, pour ma part, je n'admets point, le savant japonais (p. 124) use de formules plus réservées.

liana ; il n'établit pas, pour les autres, le mode de terminaison.

Sur les exemplaires âgés (fig. 40, pl. III) les filaments ténus des appendices néoformés ont une orientation apico-basilaire assez nette, tandis que ceux plus robustes des appendices anciens (cycle périphérique) décrivent, peu après leur entrée dans le corps, une courbe en U ou en V à concavité supérieure, parfois même une boucle complète, comme sur la figure 44 (pl. III), et se dirigent ensuite obliquement vers l'axe de symétrie. Leur parcours enchevêtré et la confusion facile qui a lieu d'une coupe à l'autre, dans la reconstruction des séries, ne m'ont pas encore permis de savoir s'ils ont ou non perdu leurs attaches primitives avec le pôle basal. En tous cas, leur situation primitive me paraît établie sur des faits non douteux et c'est elle surtout qui importe, au point de vue morphologique.

Quant à la valeur propre des appendices eux-mêmes, en tant que prolongements du corps revêtus d'un tégument continu terminé en cœcum, je la crois facile à fixer : je les comparerais volontiers aux longs « *fulcres* » rayonnants, disposés en deux couronnes (l'une autour du péristome et l'autre équatoriale) chez un curieux Vorticellien : *Hastatella radians* Erlanger (1) ; sauf qu'il s'agit, dans ce dernier cas, d'appendices de sustentation rigides et rectilignes, non pas flexueux et mobiles comme ceux des Ephelotidæ. L'analogie de ces derniers avec les axpodes d'Héliozoaires est purement superficielle et résulte sans aucun doute d'un phénomène de convergence par identité de fonctions, dans deux groupes fort éloignés.

§ IV. — Vacuoles contractiles.

A. Présence et nombre.

Bien que la présence constante d'une ou plusieurs vacuoles à pulsations rythmiques ne soit pas encore établie pour toutes les formes d'Acinètes actuellement connues, il paraît très vraisemblable que la cause en est surtout dans l'état incomplet des diagnoses données ; certains caractères spéciaux aux Tentaculifères, tels que l'opacité souvent fort grande du plasma obstrué par les grains de nutrition, et d'autre part la lenteur extrême des pulsations chez les formes marines, sont des obstacles suffisants pour expliquer beaucoup d'erreurs.

(1) Voir pour la bibliographie et différents détails concernant cet Infusoire : P. de Beauchamp et B. Collin 1910).

Bütschli fait remarquer (1889, p. 1871) que les espèces à vacuole unique sont celles de dimensions faibles ou moyennes, tandis que les vacuoles multiples caractérisent en général les formes de grande taille. Et c'est là un principe absolument exact. Mais en dehors de l'action directe de la masse cytoplasmique (qui est ici incontestable), d'autres facteurs interviennent aussi pour fixer le nombre des vacuoles ; en particulier les rapports d'ordre phylogénique. Si, par exemple *Rhynchophrya*, malgré sa taille assez réduite, présente une bordure continue de vacuoles à long canal (fig. xcviii *d*, p. 375) cinq à huit en moyenne, elle le doit sans aucun doute à ses affinités très étroites avec les *Discophrya* des Insectes d'eau douce qui présentent constamment pareille disposition. De même le minuscule *Hypocoma* parasite des Acinètes (*H. acinetarum*, Collin 1907), possède quatre à cinq vacuoles alignées en file unique au côté gauche du corps, ce qui n'est pas sans rappeler les vacuoles souvent nombreuses des embryons d'*Ephelota* dont il reproduit fidèlement toute la morphologie, et desquels peut-être il dérive.

Toutes les fois qu'il existe une vacuole unique (ou des vacuoles peu nombreuses, mais dont le nombre est fixe) on les voit apparaître de très bonne heure quand l'embryon se forme et elles sont en même nombre que plus tard chez l'adulte ; ainsi deux (quelquefois trois) pour *Tokophrya infusionum*, toujours trois pour *T. quadripartita*, etc. Chez certains Acinétiens brévistyles trouvés par eux sur des *Lemna* et considérés comme identiques avec *T. cyclopum* (était-ce bien cette même espèce ?) Claparède et Lachmann ont vu selon les exemplaires, tantôt une, tantôt deux vacuoles, et ce nombre se transmettait régulièrement à l'embryon, créant ainsi deux variétés à caractères héréditaires (voir Etudes II 1856-60, p. 110).

Je puis citer moi-même un autre cas très comparable : *Paracineta limbata* ne possède d'ordinaire qu'une vacuole unique placée latéralement. Ayant rencontré par hasard, dans un peuplement très nombreux, un exemplaire pourvu de deux vacuoles opposées, j'en vis sortir bientôt après un embryon pourvu lui-même de 2 vacuoles similaires qu'il conserva du reste pendant tout le cours du développement (fig. xxxviii *a* à *d*, *p.* 147).

A moins de supposer (ce qui n'est pas fort impossible) que l'espèce n'ait toujours deux vacuoles dont l'une aurait jusqu'ici échappé aux auteurs (Maupas, Mœbius et Sand) et à moi-même aussi, à cause de la lenteur des pulsations non synchroniques, l'une étant disparue quand

l'autre apparaissait, il en faudrait conclure à la transmission fidèle d'une véritable anomalie.

Chez *Periacineta Buckei* qui ne possède à l'état jeune qu'une vacuole unique, occupant le milieu de la face apicale, on voit paraître chez les exemplaires plus âgés deux vacuoles supplémentaires de dimensions beaucoup moindres et situées latéralement (fig. XCII *a*, *b*, *c*, p. 354). Un tel fait paraît très rare dans l'ensemble du groupe.

Par contre, chez les formes à vacuoles nombreuses et en nombre inconstant, il y a pendant tout le cours du développement adjonction successive de vacuoles néoformées, car l'embryon en contient toujours beaucoup moins qu'il n'y en a chez l'adulte ; ainsi chez les *Ephelota* (HERTWIG 1876, ISHIKAWA, **1896**) l'embryon n'a guère plus de trois ou quatre vacuoles ; pas davantage non plus chez *Dendrosoma radians* (KENT **1882**, HICKSON et WADSWORTH **1909**), tandis que chez *Discophrya Steinii* (COLLIN **1911**, fig. XXII, p. 463) leur nombre peut varier de trois ou quatre à quinze ou vingt, selon la taille des jeunes larves, d'ailleurs très inconstante. J'ai montré d'autre part que chez *Discophrya elongata* (voir *ibid.* p. 457 et fig. XVI à XIX, **1911**) le nombre des vacuoles qui ne dépasse guère trois ou quatre chez les individus normaux, s'élève progressivement, dans la croissance hypertrophique du corps protoplasmique, à une centaine ou plus. Il semble qu'il y ait là comme un rapport constant entre les dimensions du corps et la masse des vacuoles, ce qui s'explique aisément si l'on songe à leur rôle physiologique, en partie excréteur, en partie respiratoire.

En tout cas, les vacuoles ne m'ont jamais paru provenir par division de vacuoles préexistantes, ni pendant l'évolution strictement ontogénique, ni même pendant les premiers stades des phénomènes reproducteurs. Comme l'ont bien établi BÜTSCHLI (**1876**) et PLATE (**1886**), l'un pour *Tokophrya quadripartita*, l'autre pour *Dendrocometes*, les vacuoles de l'embryon naissent toujours indépendamment de celles de l'individu mère et souvent en un point tout à fait opposé. J'ai revu la même chose chez *Tokophrya cyclopum* (fig. XXII, p. 113), chez *Tokophrya infusionum* (COLLIN, **1911**, pl. X, fig. 4), chez *Metacineta mystacina*, chez les *Acineta tuberosa* et *papillifera*, enfin dans le bourgeonnement multiple d'*Ephelota gemmipara*. Chez cette dernière espèce pour laquelle SAND (**1901**, p. 80 et fig. 6 et 8, pl. XIV) décrit de longs canaux d'union entre les vacuoles contractiles des parents et celles des embryons, je n'ai jamais pu arriver à me convaincre de la réalité d'une pareille structure et je repousse l'axiome de

Sand que toute vacuole provient d'une vacuole antérieure par le moyen d'une division. Si l'on tient à rechercher la cause possible de cette erreur, on ne devra pas oublier que Claparède et Lachmann avaient antérieurement décrit comme « vaisseau contractile », la silhouette claire du long macronucléus rameux de *Dendrosoma radians* (1858-60. Etudes III, p. 141); peut-être l'auteur belge a-t-il eu même illusion ?

B. Position et pore excréteur.

La position la plus fréquente pour une vacuole unique, particulièrement chez les formes à deux faisceaux de tentacules (*Acineta tuberosa* et *A. papillifera*, *Tokophrya cyclopum*, *Periacineta Buckei* jeune, etc.), semble être au sommet du corps, à peu près vers le centre de la face apicale et environ à mi-distance des deux faisceaux tentaculaires. Mais toutes les fois que le corps se termine par un dôme tentaculifère unique (*Paracineta patula*, *P. crenata*, *P. homari*), ou que les suçoirs sont répartis sur sa surface entière (*Paracineta limbata* et les diverses *Podophrya*) la vacuole tend à devenir latérale ou inférieure. C'est là une règle assez constante, en dépit des variations spécifiques ou même individuelles que l'on ne manquera pas d'observer bien souvent, sans pouvoir en rendre compte par aucune raison mécanique.

Quant aux vacuoles multiples, elles peuvent être rangées soit en couronne irrégulière autour de la face apicale (*Ephelota gemmipara*), soit en bordure marginale orientée frontalement (*Discophrya ferrum-equinum*, *Rhynchophrya palpans*) ou enfin réparties sans ordre en tous les points du corps (*Discophrya Steinii*) ou seulement à la base des faisceaux tentaculaires (*Dendrosoma radians* et *Dendrosomides paguri*).

Quand la place des vacuoles est très superficielle (*Podophrya*, *Sphærophrya* etc.), elles s'ouvrent au dehors par un simple *pore* excréteur, sans longueur appréciable et traversant la pellicule ; parfois même, il y en a plusieurs placés en ligne unique (*Metacineta mystacina*, d'après Bütschli 1876); ce sont là en général des formes à tégument très mince, à peine différencié.

Dès que la couche ectoplasmique s'accroît en épaisseur, la vacuole se trouve par là même refoulée beaucoup plus profondément et communique avec l'extérieur par un *canal* véritable à parois bien définies. Ce canal est fort court encore chez les *Tokophrya* (fig. x *a* et *b*, p. 71 ; xxxii, p. 138 et lxx, p. 259) ainsi que chez la plupart des espèces des genres *Acineta* et *Paracineta* (*A. tuberosa*, *A. papillifera*, etc.). Plus accusé

déjà chez *Rhynchophrya palpans* (fig. XCVIII, p. 375) et chez *Discophrya elongata* (fig. XCVII, p. 371), il atteint sa longueur maximale chez les espèces de ce dernier genre où le tégument lui-même est le plus développé, comme s'il existait un rapport constant dont la nature m'échappe (pressions de turgescence ?) entre la résistance mécanique de l'enveloppe

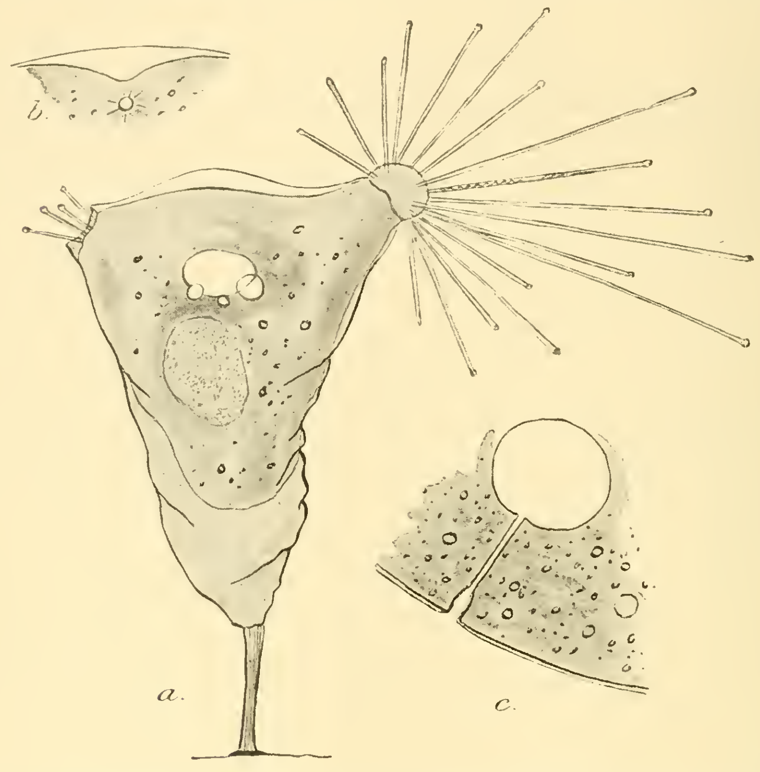


FIG. VIII. *a*, et *b*, *Acineta tuberosa* EHR. var. *fœtida*, du marais de Frontignan (eau douce) ; *viv.*, × 560. En *a* vacuole pulsatile profonde pendant la diastole et vésicules formatives secondaires ; en *b*, même vacuole plus rapprochée de la surface au moment de la systole et entoncement compensateur ; *c*, *Dendrocometes paradoxus* STEIN, *viv.*, × 1200 ; marge inférieure du corps avec vacuole, canal et puits.

et le niveau des vacuoles. Le canal en effet mesure 7 à 8 μ. chez *Discophrya Steinii*, pour atteindre ou dépasser 10 μ chez *D. ferrum-equinum* (voir fig. V *a*, p. 43 et fig. XCVI *b*, p. 367).

Pour cette dernière espèce, le canal se complète d'une disposition très curieuse, non encore signalée : tout autour de l'orifice externe, il existe une dépression circulaire du tégument, en forme de cuvette à bords largement évasés, sorte de « *puits préstomatique* », pareil à ceux que l'on rencontre chez tous les végétaux à cuticule épaisse, au point d'ouverture

des stomates. Un vestibule similaire, plus étroit, mais plus profond aussi, se retrouve chez *Dendrocometes* où BÜTSCHLI (1877) ni PLATE (1886) ne mentionnent son existence en parlant du canal (1) (fig. VIII *c*, p. 60).

On sait que chez beaucoup de Vorticellides (voir BÜTSCHLI 1887-89, p. 1423 et suiv. puis SCHRÖDER 1906 *b*) le canal de la vésicule pulsatile ne s'ouvre pas directement à l'extérieur, mais dans une invagination spécialisée du vestibule : le « *réservoir* ». L'existence d'une semblable disposition est affirmée à deux reprises chez des Acinétiens.

KEPPEN (1888, p. 13) dit n'avoir jamais aperçu chez les exemplaires marins d'*Acineta papillifera* le canal de la vacuole, mais sur *un* exemplaire d'eau douce de cette même espèce il aperçut un canal distinct allant de l'extérieur à une cavité non contractile au-dessous de laquelle (sans communication apparente) se trouvait la vraie vacuole. Quand celle-ci se contracte, l'autre cavité s'élargit, puis s'affaisse à la diastole, jouant ainsi le rôle d'un « réservoir passif ».

De son côté, DANGEARD (1890) à propos d'une espèce d'eau douce assimilée par lui à tort avec « *Podophrya fixa* » O. F. M. [c'est en réalité *Tokophrya infusionum* (Stein)] décrit à côté de la vésicule contractile un « *réservoir* ovale » qui se remplit quand elle se vide et se vide à son tour quand elle se remplit, sans qu'il semble exister entre eux de communication directe. Ce réservoir du reste n'apparaît qu'au moment où l'animal va former un embryon. « Bientôt, il se recourbe en faux et des cils se montrent sur le bord interne ; ils s'agitent à chaque systole ». Puis « la vacuole cesse de se vider de ce côté ; elle se déverse dans un autre réservoir du côté opposé, il se forme ainsi un nouvel espace qui finit par rejoindre le premier et isoler l'embryon ».

On voit d'après cette description dont j'ai cité tout l'essentiel, que le terme de « réservoir » désigne ici improprement la cavité embryonnaire en formation, DANGEARD n'ayant aperçu ni le col d'invagination qui réunit la cavité à l'extérieur, ni le canal de la vacuole s'ouvrant dans cette cavité ; nous aurons occasion de revenir plus loin sur le sujet et de préciser ces rapports en parlant des embryons (voir p. 168).

Je n'aurais pas hésité à interpréter d'une manière identique la remarque de KEPPEN déjà citée, et à croire que l'exemplaire unique observé

(1) L'existence de canaux excréteurs multiples indiquée par BÜTSCHLI (1889, p. 1872) pour « *Tokophrya cothurnata* » (en réalité *Choanophrya*) d'après ZENKER (1866) et pour *Discophrya Steinii* d'après les dessins inédits d'Engelmann, ne me paraît admissible pour aucune des deux espèces. J'ai toujours vu leurs vacuoles se vider chacune au dehors par un canal unique.

par l'auteur russe se trouvait simplement au début d'une gestation ou encore montrait un reste de cavité embryonnaire (voir les fig. XLVIII *a* et *b*, p. 170), n'était une observation récente de MARTIN (**1909** *a*). Chez des exemplaires d'eau saumâtre de ce même *Acineta papillifera* étudié par KEPPEN, l'auteur anglais constate « presque toujours » deux vacuoles situées côte à côte (et non plus *superposées*). « L'une d'elles, dit-il, apparaît comme la vraie vacuole contractile, avec un temps de pulsation d'environ une minute, tandis que l'autre semble agir à la façon d'un réservoir, conservant une taille constante égale environ au quart de la vacuole contractile pleine ». Des relations des deux vésicules entre elles ou avec l'extérieur, il n'est rien mentionné.

N'ayant jamais aperçu, pour ma part, chez la forme marine de cette même espèce, qu'une vacuole unique se vidant au dehors par un canal très court, je ne saurais émettre sur les données fournies par KEPPEN et MARTIN, une opinion définitive. J'incline à croire toutefois que le prétendu « *réservoir* » pourrait représenter une vacuole annexe à pulsation tardive, ainsi que MAUPAS (**1876**, p. 414) l'a signalé déjà chez une *Podophrya.*

C. PAROI VACUOLAIRE.

Comme BÜTSCHLI et MAUPAS l'ont montré, les phénomènes accompagnant la pulsation (systole et diastole) enlèvent toute vraisemblance à l'hypothèse de l'existence possible d'une paroi membraneuse persistante autour de la vacuole, comme autour du corps lui-même. SAND, il est vrai (**1901**. p. 80), déclare avoir « constaté nettement la présence d'une membrane vacuolaire chez *Podocyathus diadema* » et suppose d'autre part (p. 78) que, chez toutes les espèces pourvues d'un canal excréteur « la paroi de la vacuole doit être permanente ». Le premier point est un fait d'observation parfaitement exact, non seulement pour *P. diadema*, mais pour tous les Acinètes et l'on pourrait même ajouter, sans aucune crainte de se tromper, pour la plus grande partie des Protistes pourvus d'un appareil pulsatile. Comme l'a montré RHUMBLER (**1898**) le fait même de l'accumulation, en un point du plasma, d'un liquide un peu différent par ses propriétés de l'eau d'imbibition des interstices protoplasmiques, suffit pour assurer la formation d'une membrane précipitée (Niederschlagsmembran) que PROWAZEK (**1910** *b*, p. 229) compare fort justement à celle des vacuoles alimentaires et déclare être isolable par diffluence de l'Infusoire (chez *Colpidium colpoda*).

Ce même auteur, d'autre part (**1910** *a*, p. 70), indique que par l'action de certains réactifs (Chinine, Saponine, Atropine) ces membranes isolables acquièrent une plus grande résistance et peuvent subir sans se rompre à la fois des pressions et des déformations multiples. On les voit d'ailleurs, sur les coupes, comme un liseré plus colorable.

Quant au deuxième point, persistance de la membrane d'une diastole à la suivante, je crois qu'il s'agit là d'une hypothèse peu justifiée ; Sand ne fournit en somme qu'un argument en sa faveur : l'absence de vacuoles formatrices multiples chez les espèces pourvues d'un canal excréteur. Or cette supposition est en grande partie inexacte, ainsi que je le montrerai dans l'étude de la diastole (chap. VIII, p. 290). D'autre part, chez ces formes, la pellicule tégumentaire revêt, très amincie, la paroi du canal qui seul est permanent, mais non la vésicule qui chaque fois disparaît et se reforme *de novo*, au sein du cytoplasme.

§ V. — Appareil nucléaire.

La notion du *dimorphisme nucléaire* (c'est-à-dire de l'existence de deux sortes de noyaux : l'une à rôle somatique et chargée des fonctions de la vie gétative : *macronucléus*, l'autre exclusivement sexuelle : *micronucléi*) peut être considérée comme étant applicable aujourd'hui, avec une certitude à peu près absolue, au groupe entier des Acinètes ; non pas que l'on ait encore établi la présence effective des noyaux hétérodynames chez la totalité des espèces et genres connus ; il reste encore de ce côté des lacunes fort nombreuses. Mais nous pouvons conclure par voie d'analogie qu'ils doivent exister partout, comme une différenciation très constante. Si l'origine du dimorphisme nucléaire des Infusoires peut être un jour élucidée, ainsi qu'on l'a tenté d'une manière incertaine (Lœwenthal **1904**; Neresheimer **1907** et **1908** *a*; Lebedew **1908**, Metcalf **1909**, etc.), ce sera par l'étude des Ciliés primitifs ou de leurs ascendants directs, non par celle des Acinètes qui représentent un groupe très hautement évolué, situé au sommet d'une série naturelle.

A. Macronucléi.

1° Présence et nombre.

Tout Acinète normal est pourvu typiquement d'un macronucléus unique.

L'état *anucléé* se rencontre, par-ci, par-là, à l'état d'exception (voir Keppen **1888**, p. 57) et j'ai montré moi-même (**1911**, fig. II *c*, p. 436), comment il peut résulter d'un bourgeonnement pathologique entraînant la division du corps sans la division du noyau. La même chose est bien connue parmi les Infusoires ciliés (voir Bütschli **1887-89**, p. 1491).

L'état *multinucléé* est par contre assez fréquent, mais anormal aussi, en ce sens qu'il ne constitue jamais comme chez certains Ciliés (*Loxodes*, *Trachelocerca*, *Dileptus*) une étape nécessaire du cycle évolutif. Il reconnaît, selon les cas, deux origines distinctes : ou bien, chez un ex-conjugué, deux ou trois des produits du micronucléus fécondé évoluent simultanément en macronucléi (voir fig. LXIII, *j*, *k*, p. 227 et fig. 27, pl. II pour *Acineta papillifera* ; puis fig. 90, pl. V pour *Tokophrya cyclopum*) ; ou bien il y a fragmentation d'un macronucléus primitivement unique.

Keppen a rencontré ce dernier phénomène (très souvent impossible à distinguer du précédent, en dehors de la période même pendant laquelle il s'accomplit) chez un *Acineta papillifera* qui présentait à l'état de repos un macronucléus étiré en bissac, déjà presque divisé (**1888**, pl. II, fig. 24); mais il admet, je crois, sans raisons suffisantes que les fragments ainsi produits peuvent se ressouder dans la suite, et sa figure 32 (pl. III), avec deux noyaux subsphériques simplement en contact, me paraît peu démonstrative.

J'ai figuré déjà, comme accidents pathologiques, des noyaux en bissac chez *Tokophrya quadripartita* et *Paracineta crenata* (Collin **1911**, fig. 17, pl. X, fig. II *e*, p. 436 et fig. XXVIII *f*, p. 471) ; d'autre part, des noyaux doubles et complètement indépendants ont été vus par moi (*ibid.* Pl. X, fig. 12), chez *Tokophrya infusionum*, par Sand (**1901**) chez *Paracineta crenata*, par Schröder (**1907**, pl. XII, fig. 2) chez *Thecacineta calix*.

Sans vouloir allonger cette liste outre mesure, je signalerai encore la présence de noyaux doubles, triples ou multiples, chez *Discophrya cybistri* (fig. III, p. 28) chez *Trichophrya salparum* (fig. XCIX *e*, p. 381) et chez les *Opryodendron annulatorum* et *reversum* (fig. CIV, p. 393 et fig. LV, p. 191). Des fragments d'un volume plus ou moins considérable se détachent fort souvent du noyau principal, sans qu'il y ait trace d'altération, chez *Discophrya Steinii*, chez *Dendrosomides paguri* (fig. LVII *b*, p. 196) et chez *Dendrosoma radians* (Hickson et Wadsworth, **1909**, p. 156).

La fragmentation apparaît enfin comme un caractère très nettement dégénératif chez les *Discophrya elongata* et *Paracineta patula* dont le corps est déformé par la « croissance hypertrophique » (voir COLLIN 1911, fig. V, VI, VII, XVII, XVIII, XIX et XX et fig. 23 à 30 *bis*, pl. XI).

2° Forme extérieure.

Comme BÜTSCHLI le remarque (1889, p. 1874), il existe un rapport certain, mais non pas absolu, entre les dimensions relatives du corps protoplasmique et la forme du noyau.

Les espèces de petite ou moyenne taille possèdent en général un macronucléus ovoïde ou sphérique (ainsi les *Podophrya*, *Sphærophrya*, *Endosphæra*, *Pseudogemma*, toutes les *Tokophrya* (*sensu stricto*) la plupart des *Acineta*, *Paracineta*, *Periacineta*, etc.). Dès que le corps s'allonge dans une direction définie, soit selon l'axe morphologique (*Discophrya cylindrica* et *D. elongata*) soit dans le sens transversal (*Acineta tripharetrata* et *Stylocometes*), le noyau montre une tendance à s'allonger lui aussi dans cette même direction et devient fréquemment rubané. Il est enfin rameux chez quelques formes de grande taille (*Ephelota gemmipara*, *Discophrya Steinii*) et épouse étroitement les contours généraux du corps protoplasmique chez *Dendrosoma radians* et *Dendrosomides paguri* (voir fig. LVIII, p. 198 et fig. C, p. 385).

Ces faits peuvent s'expliquer en partie tout au moins, d'une part, par des nécessités d'ordre physiologique, d'autre part et surtout par des raisons mécaniques.

Dans une cellule de dimensions assez considérables, telle que le corps de certains Infusoires (Ciliés ou Acinètes), il est *a priori* très certainement avantageux que la masse nucléaire puisse étendre son influence et rayonner pour ainsi dire d'une manière à peu près égale sur l'étendue entière du territoire cytoplasmique ; ce à quoi la forme rubanée et mieux encore la forme rameuse se prêtent d'une manière parfaite, tout en multipliant par là même les surfaces de contact, donc les régions d'échange possible. Cette raison paraîtra d'une certaine importance, si l'on considère que dans les tissus variés des êtres multicellulaires, ce sont presque toujours les cellules volumineuses qui possèdent un noyau rameux (tubes de Malpighi et glandes séricigènes des chenilles de Lépidoptères, aux noyaux desquelles HERTWIG déjà (1876), comparait le macronucléus rameux d'*Ephelota gemmipara*, glandes salivaires des Phryganides, cellules nourricières des ovaires d'Insectes, *Vanessa*, *Forficula ;* hépatopancréas

de certains Isopodes, etc.), ces cellules étant en même temps des éléments de haute activité trophique (1).

Par ailleurs, et au point de vue purement physique, la forme la plus normale pour tout élément nucléaire en état d'équilibre au sein du cytoplasme, est celle d'un sphéroïde, le noyau étant alors assimilable à un globule non miscisible tenu en suspension (émulsoïde de chromatine entouré d'une membrane). Toute déformation doit pouvoir s'expliquer soit par des causes externes (inégalité des pressions dans le corps cellulaire), soit par des causes internes (inégalité de tension dans le noyau lui-même, suivant certaines zones de situation définie). Envisageons d'abord cette dernière hypothèse ; comme on l'a dès longtemps démontré, tout noyau est turgescent ; c'est la conséquence même des phénomènes d'osmose qui ont lieu continuellement de part et d'autre de sa couche limitante (membrane) entre la masse interne et le cytoplasme ambiant. Si la membrane présente en certains de ses points une moindre résistance, par suite de conditions locales (minceur plus grande, décoagulation partielle, etc.), il y aura nécessairement croissance suivant cette direction, d'où une altération notable de la symétrie primitive. La membrane, dans la suite, se reconstituant par passage de *sol* en *gel*, la forme acquise se trouve fixée. De même dans le cas de pressions extérieures inégales sur les faces de la membrane, il y aura déformation croissante de la sphère nucléaire jusqu'à ce que l'équilibre des pressions s'établisse.

J'ai déjà tenté d'expliquer par un raisonnement semblable l'analogie constante entre la forme du corps et la forme du noyau chez un Infusoire astome parasite des *Gammarus : Anoplophrya* (*Collinia*) *branchiarum* (Stein) (2) et je crois qu'il s'agit là d'un processus très général. Dans le cas des noyaux rameux, chaque bourgeon nucléaire donnant un nouveau rameau indiquerait un point de moindre résistance où se produit une « hernie » ; et ceci se répète, dans tout le cours de l'ontogénèse, avec une rapidité et une fréquence plus ou moins grandes qui varient à l'infini, suivant les genres et les espèces.

Les noyaux à structure moniliforme (dite encore articulée), si fré-

(1) J'ai montré (1911) pour un cas bien défini, *Discophrya elongata*, comment la forme du noyau est sous la dépendance étroite de l'état de nutrition et aussi de l'accroissement du corps protoplasmique, et comment on peut obtenir, pour ainsi dire à volonté, en partant d'un type simple à noyau ovoïde, des formes de plus en plus grandes à noyau rubané puis rameux, ne le cédant en rien, par l'étendue des branches et leur enchevêtrement complexe, à celui de *Dendrosoma radians* et des *Ephelota*.

(2) Voir Collin (1909 *g*), p. 381 et suiv.

quents chez les Hypotriches, Hétérotriches et Scaiotriches (*Stylonychia*, *Stentor*, *Lichnophora*) ne paraissent se rencontrer, du moins à l'état normal, chez aucun Acinète ; cependant, j'ai réussi à les obtenir en culture,



FIG. IX. *Dendrosomides paguri* COLLIN. Préparations totales au carmin boracique, × 650 ; *a* et *b*, exemplaires vermiformes ; *c* et *d*, exemplaires trifurqués ; stades de dégénérescence du macronucléus avec aspec moniliforme, puis vacuolisation ; micronucléi bien visibles.

par dégénérescence d'un noyau rubané, chez *Dendrosomides paguri* (fig. IX *a* à *d*, p. 67), sous leur forme la plus typique. Or, il est ici certain qu'on doit interpréter les zones locales de gonflement qui répondent aux « articles », comme zones de moindre résistance de la membrane d'enveloppe, tandis que les « connectifs » très fins qui les unissent répondent à des zones d'affaissement dans les régions interposées (voir plus haut, p. 43 et 53, ce qui est dit d'un phénomène en tous points analogue observé pour les tentacules). Après dégénérescence de ces sortes de ligaments formés par la membrane, les segments nucléaires finissent par s'isoler; les suçoirs sont alors entièrement rétractés (fig. IX *d*).

Bütschli (1889, p. 1874) signale avec raison, comme exception intéressante à la loi du noyau sphérique ou ovoïde chez les formes de petite taille, la présence très constante d'un noyau rubané, voire même courbé en fer à cheval, chez l'une des espèces du genre *Hypocoma* (*H. parasitica* Gruber). La même structure existe, mais plus remarquable encore chez deux autres espèces nouvelles : *H. acinetarum* Collin et *H. ascidiarum* (voir fig. CIX, p. 419 et CXI, p. 421). La biologie même de ces *Hypocoma* permet d'en rendre compte dans une certaine mesure : vers le centre du corps (place normale du noyau) on rencontre toujours, chez les exemplaires bien nourris, une ou plusieurs inclusions extrêmement volumineuses : les bols alimentaires. Le noyau se trouve par là même refoulé vers la périphérie ; s'il s'allonge, il devient forcément rubané et s'incurve en fer à cheval autour de la masse centrale résistante, comme le ferait un globule d'huile dans les mêmes circonstances (1).

Mais comme sa viscosité se trouve être beaucoup plus grande (et par là même ses déplacements plus lents) tout au moins en dehors des périodes de division (cf. p. 91), il conserve cette forme en fer à cheval très fermé même en l'absence momentanée des inclusions cytoplasmiques. Nul doute cependant qu'il n'éprouve des mouvements amœboïdes très lents (sans doute difficilement observables *in vivo*) à chaque changement considérable de l'équilibre cellulaire.

En dehors de ces cas spéciaux que nous pouvons interpréter dans une certaine mesure, nous ne devons pas oublier qu'il en est un grand nombre d'autres inexplicables actuellement par la voie mécaniste : ce sont ceux qui résultent de *caractères héréditaires* profondément fixés, acquis par les

(1) Un phénomène physique de même ordre intervient dans la fusion accidentelle (fig. 93, Pl. V), néanmoins démonstrative, des deux macronucléi anciens autour du macronucléus nouveau, pendant la conjugaison de *Tokophrya cyclopum*.

ancêtres aujourd'hui disparus, et dans des conditions qui nous sont inconnues, puis transmis par la suite à tous les descendants dans des mesures diverses. C'est ainsi, par exemple, que l'on rechercherait en vain pourquoi les EPHELOTIDÆ possèdent presque toujours un macronucléus rameux, quelles que soient leurs dimensions, tandis que dans une même section du genre *Discophrya*, de deux espèces très voisines, semblables par ailleurs et de forme et de taille (*D. Steinii* et *D. ferrum-equinum*) l'une est pourvue d'un noyau abondamment ramifié dans le plan général d'aplatissement du corps, l'autre, au contraire, d'un noyau massif, ovoïde ou réniforme (voir fig. XCVI, p. 367).

3° Structure fine au repos.

Le macronucléus des Tentaculifères appartient sans conteste, par ses caractères de structure, à la catégorie des « *noyaux massifs* » de GRUBER (**1884** *a*), ainsi nommés par opposition à ceux du type « *vésiculaire* », c'est-à-dire à corps chromatique central entouré d'une zone périphérique riche en suc nucléaire. Ces derniers, comme on sait, se rencontrent surtout chez certains Champignons (Myxomycètes, Chytridinées, etc.), les Rhizopodes, les Flagellés et beaucoup de Sporozoaires ; ce sont ordinairement des « centronucléi » (au sens de BOVERI **1901**), c'est-à-dire des noyaux possédant en eux-mêmes leur propre centre cinétique, tandis que les noyaux massifs, ou bien ont un centrosome extérieur (voir certains Héliozoaires, les Noctiluques, etc.), ou bien en manquent totalement et se divisent alors par amitose (macronucléus des Ciliés) (1).

CHAGAS (**1911**) pense avoir observé dans le macronucléus de différents Ciliés des centrioles en division, ce qui amènerait ces noyaux à faire aussi partie des « centronucléi ». D'après les figures de l'auteur obtenues sur frottis et sur du matériel pas toujours très bien fixé, je crois que ces faits auraient besoin d'une sérieuse confirmation pour pouvoir être admis à titre définitif. Je n'ai pour, ma part, réussi à rien voir de semblable chez aucun Acinétien. NÄGLER tout dernièrement (**1912**) trouve aussi un grain central ayant valeur de centrosome dans le macronucléus extrêmement particulier de *Chilodon dentatus* et

(1) SAND (**1901**, p. 84) conteste à tort la distinction établie par GRUBER et acceptée depuis par presque tous les auteurs (voir DOFLEIN, **1909**, **1911**), sous prétexte qu'elle reposerait sur une simple apparence produite par les réactifs ». L'aspect « vésiculaire typique » que SAND a observé sur « quelques exemplaires » d'*Acineta tuberosa*, *Paracineta patula* et *Thecacineta solenophryaformis*, serait à mon avis l'expression très probable de la présence accidentelle, par dégénérescence, d'une zone centrale chromatolytique, simulant un karyosome, comme celles que j'ai moi-même décrites et figurées chez *Tokophrya infusionum* et *Paracinata homari*, au cours des stades de dépression (COLLIN, **1911**, p. 432 et 472 ; fig. 7 à 11, Pl. X et fig. XXVII *e*, *g*).

dans le micronucléus de ce même infusoire. Faudra-t-il généraliser ?

Il conviendra de considérer, dans l'étude de la structure fine : (*a*), les grains de chromatine (*microsomes*) (*b*) les nucléoles vrais (*macrosomes*) (*c*) la substance intercalaire, et enfin (*d*) la membrane.

a. Grains de chromatine.

La chromatine, substance essentielle du noyau et sans doute le siège des énergies transformatrices, se présente à l'état de repos sous forme de sphérules plus ou moins volumineuses que nous nommerons avec Greenwood (**1896**), des « *microsomes* », quelles que soient leurs dimensions.

Chez bon nombre d'espèces, ces granulins sont presque à la limite de visibilité (0μ,1 à 0μ,3) et leur forme précise est alors peu discernable ; ainsi chez les *Acineta tuberosa* (fig. 31, 32, pl. II) et *papillifera* (fig. 27, pl. II) leur accumulation donne à l'ensemble du noyau cet aspect extrêmement dense et finement ponctué, déjà fort bien décrit et interprété par Keppen (**1888**, p. 26 et fig. 7, 22, 23, 26, 37, 38), connu d'ailleurs aussi chez les noyaux de Vorticellides (Greenwood, **1896** ; Schröder, **1906** *a*, *b*, *c*, et Fauré-Fremiet, **1904** *a*, **1905** *d*, etc.).

La même structure se retrouve, avec des éléments peut-être un peu plus gros, chez *Paracineta patula* (fig. 54, 61, 62, 63, pl. IV), chez *Choanophrya* (fig. 74, pl. IV) et chez *Ephelota gemmipara* (fig. 40 à 44, pl. III). Très souvent, le noyau de cette dernière espèce, comme également celui de *Dendrocometes* (fig. 18, 19, pl. I) ne montre que des blocs chromatiques irréguliers, entassés au hasard sans aucune symétrie, et résultant sans doute d'agrégats de sphérules.

Les microsomes atteignent enfin des dimensions beaucoup plus considérables (1 à 3 μ) chez certains Acinétiens d'eau douce, et en particulier chez ceux du genre *Tokophrya* (voir Keppen **1888**, fig. 45-46, pour *T. carchesii*, Collin **1911**, fig. 1 à 3 et 15 à 19, pl. X, pour *T. infusionum* et *T. quadripartita*, enfin les fig. 1 à 8, pl. I, et 79 à 95, pl. V, du présent travail, pour *T. cyclopum*) (1).

Ordinairement sphériques, comme autant d'éléments liquides flottant dans le suc nucléaire amorphe, à la façon d'une émulsion (avec tendance

(1) Chez *Tokophrya quadripartita*, Filipjev (**1910**) décrit et figure avec beaucoup de précision ces sphérules chromatiques volumineuses (surtout chez les embryons et les exemplaires affamés : fig. 8 *a* et 14 à 29) mais il les interprète à tort comme étant des « *macrosomes* ». J'ai relevé déjà (**1911**, p. 434), cette erreur regrettable et je montrerai plus loin (p. 74) que le terme de « macrosomes » doit être réservé, d'une manière exclusive, aux véritables *nucléoles*, à réaction acidophile. De même, Hickson et Wadsworth (**1909**) ayant aperçu, chez *Dendrosoma radians*, des granules colorables intranucléaires de taille extrêmement variée (depuis 0,5 à 2 ou 4 μ) hésitent à faire la part des microsomes et macrosomes. Si, comme il est probable d'après la description donnée par les auteurs (p. 154-155) ces granules sont bien tous formés de chromatine, ce sont tous des « *microsomes* » en dépit de leurs dimensions.

parfois à devenir polygonales par déformation réciproque), les gouttelettes chromatiques apparaissent *in vivo*, soit en clair, soit en sombre, selon la mise au point. Nulle part, que je sache, dans toute la série des Protistes, on ne saurait les voir avec plus d'évidence. D'une réfringence moyenne, moins forte que celle des grains brillants du cytoplasme, elles se colorent toujours intensément par le vert de méthyle, avec une électivité

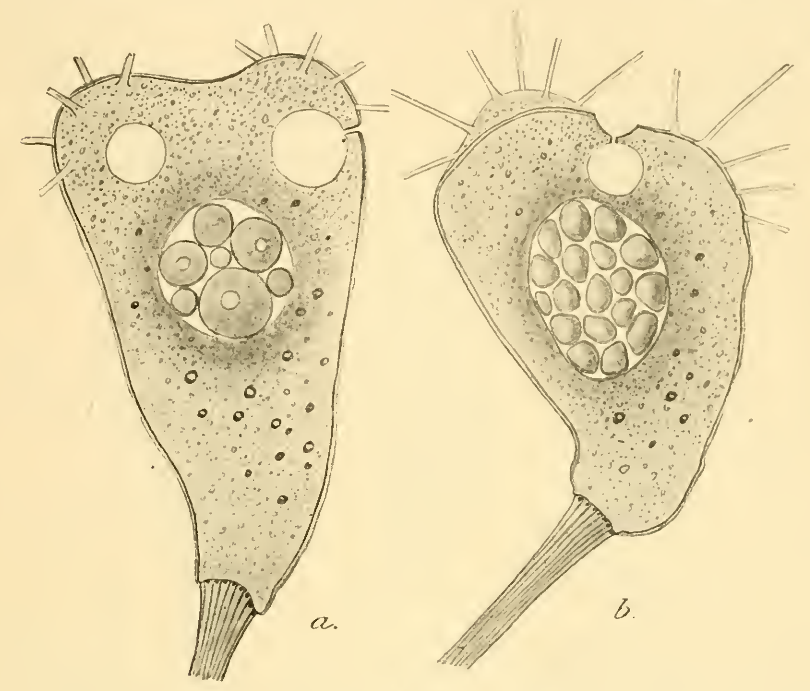


FIG. X. Structure du macronucléus. *a*, *Tokophrya quadripartita* (CL. et L.), très jeune individu ; noyau à sphérules chromatiques peu nombreuses, hypertrophiées, les 3 plus grosses creusées d'une vacuole centrale ; *b*, *Tokophrya cyclopum* (CL. et L.), jeune exemplaire avec début de cavité embryonnaire au-dessus de la vacuole, noyau à sphérules plus nombreuses, sub-égales. En *a* et *b*, indication de la *Scopula* au sommet du pédoncule, grains d'excrétion dans le cytoplasme ; plasma périnucléaire plus sombre (zone d'assimilation ?) coloré au rouge neutre, *viv.* × 1500.

parfaite. Elles se montrent d'ordinaire homogènes et massives, ou quelquefois plus claires au centre, donnant alors l'impression fort nette d'une sphérule creuse à parois épaisses. Elles réalisent ainsi cette forme de structure élémentaire que l'on peut indifféremment nommer « *vésicule* » avec KÜNSTLER (1884), « *vacuolide* » avec Raphaël DUBOIS (1887), ou encore « *Cavula* » avec PROWAZEK (1910 *b*). Cet aspect, chez les individus où il existe, est également bien perceptible sur le vivant (fig. X *a*, p. 71) et sur les coupes (pl. V, fig. 79 à 96) ; et il arrive fort souvent que, dans un même noyau, certaines sphérules soient massives tandis que d'autres

sont pourvues d'une cavité centrale. C'est là, je crois le début d'une dégénérescence.

L'hypertrophie des microsomes, telle que nous la voyons sur la figure x *a* (individu très jeune provenant d'une culture fortement suralimentée), est certainement un phénomène d'ordre pathologique. Elle n'entrave point cependant, au moins d'une manière immédiate, la vitalité de l'Infusoire et n'est même pas incompatible avec la reproduction. La figure 95 (pl. V) nous montre, chez *Tokophrya cyclopum*, un exemplaire, en bourgeonnement, ou, plus exactement, déjà pourvu d'un embryon. Dans le noyau de ce dernier, comme aussi dans le noyau du parent, les sphérules chromatiques hypertrophiées (vésicules à paroi mince ?) sont en train de se fusionner et sont déjà groupées en un boyau arqué d'aspect moniliforme ; à un stade postérieur, la fusion plus complète aurait donné naissance à une enclave compacte, à structure vacuolaire, comme celle contenue dans le noyau représenté par la figure 92 (pl. V).

b. Nucléoles vrais. — Greenwood avait distingué (1896), dans le noyau de *Carchesium*, à côté des microsomes et flottant comme eux librement dans le suc nucléaire, d'autres enclaves volumineuses et de formes très variées, qu'il appela les « *macrosomes* ».

Ces enclaves sont connues depuis longtemps déjà dans le noyau des Acinètes et figurées par Stein (1854, pl. V, fig. 1) chez un très grand individu de *Discophrya Steinii*, comme étant des « vacuoles ». Depuis lors, Bütschli (1877 et 1889), Fraipont (1877-78), Maupas (1881), Daday (1886), les ont représentées chez des espèces diverses, sans bien préciser leur nature. Plate (1886 et 1888) les retrouve en grand nombre chez *Dendrocometes* et *Stylocometes*, deux formes où Schneider (1886 et 1887) les mentionne également, tout en les confondant avec les microsomes sous la désignation impropre de « chromatosphérites ».

En 1888 (p. 26 à 29), Keppen consacre à leur étude, chez les *Acineta tuberosa* et *papillifera*, un paragraphe plein d'intérêt ; mais il les homologue lui aussi avec des « sphères de chromatine » et il admet leur parenté très proche avec les nucléoles nucléiniens (*nucléoles mixtes*) de Carnoy.

La même erreur se perpétue dans les travaux les plus récents et s'aggrave même, à mon avis, de confusions nouvelles : d'après Hickson et Wadsworth (1902), les grains sombres du noyau de *Dendrocometes* ne sont point des inclusions libres (« Binnenkorper ») comme le croyait Plate (1886), mais des épaississements localisés de la trame nucléaire,

continus avec celle-ci ; la zone claire (*aréa*) qui paraît exister autour d'eux dans les préparations totales ne serait qu'un « effet de réfraction » et ne se montrerait point sur coupes. MARTIN (1909 *a*), arrive à des conclusions identiques pour *Acineta papillifera* et affirme que les inclusions du noyau « sont plutôt des karyosomes que de vrais nucléoles ».

Or, on appelle *karyosomes*, au moins chez les Infusoires ciliés, des plages

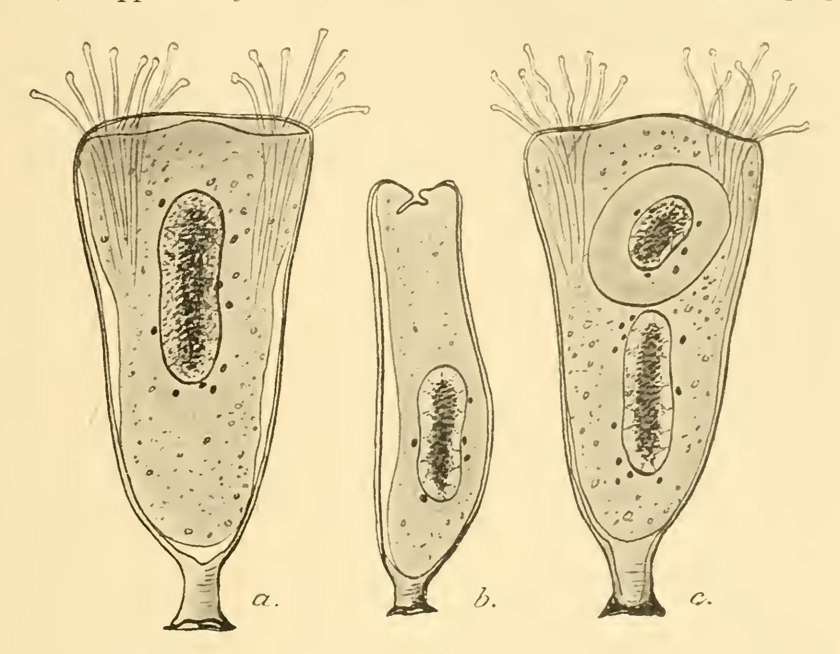


FIG. XI. *Periacineta linguifera* (CL. et L.), × 500. Coloration en masse au carmin boracique ; *a*, grand exemplaire avec base de la loge formant pédoncule plein ; noyau à zone centrale plus dense ; 8 à 10 micronucléi ; *b*, exemplaire moyen vu en coupe sagittale ; *c*, individu pourvu d'un embryon et d'une loge creuse jusqu'à la base ; en *b* et *c*, zone externe du noyau complètement vacuolaire.

particulières à structure plus condensée, mais *formées de chromatine comme le reste du noyau ;* ce qui correspond bien d'ailleurs avec les définitions des trois auteurs anglais. Ces « lokale Verdichtungen des Kerninhalts », comme les définissait déjà BÜTSCHLI (1889, p. 1510) se retrouvent chez beaucoup d'espèces diverses : qu'il suffise de citer *Bursaria truncatella* (BÜTSCHLI *ibid.* et PROWAZEK, 1899) plusieurs espèces de *Prorodon* (LIEBERKÜHN, in BÜTSCHLI, puis SCHEWIAKOFF 1889), *Colpidium colpoda* (RESCH, 1908), *Leucophrys patula* (PROWAZEK 1909) et la plupart des *Colpoda* (ENRIQUES, 1908).

Chez les Acinétiens, par contre, je les crois extrêmement rares et c'est à peine si je puis signaler *certains* exemplaires de *Discophrya Steinii*

(surtout les individus jeunes : fig. 11, pl. I ; voir aussi fig. 69, pl. IV) et de *Periacineta linguifera* (fig. XI *a*, *b*, *c*, p. 73) comme possédant souvent un noyau peu condensé à la périphérie (et même vacuolaire), tandis que la région centrale, plus dense et plus chromatique, constituerait un « Karyosome » temporaire et inconstant (1).

En dehors de ces deux cas douteux, dont je n'ai même pas suivi convenablement l'évolution (j'espère y revenir un jour), je ne connais, dans le noyau des Tentaculifères, que de vrais *macrosomes*. Je les définirai comme suit : enclaves liquides ou du moins visqueuses *in vivo*, fortement réfringentes et très coagulables par la plupart des fixateurs, enfin et surtout « complètement indépendantes de la traîne nucléaire », pour autant du moins que celle-ci existe (voir plus loin p. 79).

Au point de vue microchimique, les macrosomes *ne sont point de la chromatine*, ainsi que beaucoup d'auteurs l'ont pensé jusqu'ici. Sans doute le carmin, au moins sous les formes employées par les anciens auteurs (picro-carmin : Fraipont, carmin au lithium : Keppen, carmin acétique : Schneider)' les colore avec autant ou plus d'intensité que l'ensemble des microsomes ; le carmin boracique, dont j'ai usé surtout pour les préparations tôtales, n'a point cet inconvénient et laisse en général les macrosomes en clair, si l'on prend soin de différencier d'une manière suffisante.

L'hématoxyline ferrique donne des résultats très variables selon les espèces étudiées : tantôt elle se fixe énergiquement sur la substance des macrosomes (2) ; ainsi chez les *Acineta tuberosa* et *papillifera* (fig. 27, 28, 29, 32, 39, pl. II, et fig. 17, pl. I). Tantôt, elle les colore à peine ; ainsi chez *Paracineta patula*, *Pseudogemma Fraiponti* (fig. 54 à 64 pl. IV), *Epholota gemmipara* (fig. 40, 50, 51, 52, pl, III.) Je ne saurais dire toutefois si cette colorabilité spéciale, qui paraît très constante pour une espèce donnée, répond à une diversité réelle dans la composition chimique ou à une simple différence dans l'état de condensation de la substance des macrosomes.

En tous cas, toutes les méthodes qui permettent de différencier convenablement les nucléoles vis-à-vis de la chromatine, dans les cellules de

(1) Swarezewsky (**1908**) chez son « *Acineta gelatinosa* » (= *A. Swarezewskyi* Collin **1911**) figure assez souvent toute la masse chromatique du macronucléus comme écartée de la membrane et reliée à celle-ci par de minces trabécules ; mais comme il ne signale point cette structure dans son texte, je suis tenté de croire qu'il s'agit dans ce cas d'un vulgaire artefact de fixation, comme est celui que j'ai moi-même représenté (avec un moindre développement) chez *Paracineta crenata* (fig. 65, Pl. IV).

(2) Ceci doit nous prémunir contre l'équivalence fâcheuse, trop souvent adoptée par certains cytologues, entre les deux expressions : « *sidérophile* » et « *chromatique* ».

Métazoaires, colorent toujours les macrosomes comme les *nucléoles vrais ;* ainsi, ils sont en rouge par la méthode de Mann (fig. 100 et 101), en rouge aussi par le Biondi ou la méthode au Krésylblau-fuschine-orange (fig. 94, pl. V), en vert par la Safranine-lichtgrün (fig. 76, pl. IV) etc. (1).

Enfin, je citerai, comme dernière réaction tout à fait caractéristique, ce fait que la substance des « macrosomes », de même que celles des nucléoles, se dissout par la pepsine (suc gastrique artificiel), tandis qu'elle peut résister fort longtemps aux alcalis qui dissolvent la chromatine avec une grande facilité.

La présence des macrosomes dans le noyau des Acinètes est des plus inconstantes ; c'est ainsi qu'ils m'ont semblé très rares chez les *Tokophrya* (2), et au contraire extrêmement fréquents (ne manquant presque jamais, hors des stades de division) chez les *Acineta* et *Paracineta.* Ils paraissent d'ordinaire répartis au hasard dans la masse du noyau (voir *A. tuberosa,* fig. 32 et *A. papillifera,* fig. 39), ou au contraire se groupent dans la région centrale (*P. crenata,* fig. 65), ou en couronne périphérique (*P. patula,* fig. 54 et 62), et montrent une tendance fort nette à se disposer en file, dans les branches étroites du macronucléus rameux de *Dendrosomides paguri* (fig. 17, pl. I et fig. LVIII, p. 198), ou de *Discophrya Steinii* (STEIN **1854**, pl. IV, fig. 1, et COLLIN **1911**, fig. XXIII, p. 464).

La plupart des macrosomes sont sphériques ou ovoïdes ; on en voit cependant qui sont irréguliers, allongés en haltère, ou rameux (fig. 28-29, pl, II, et fig. 61, pl. IV), comme s'ils étaient formés par suite d'un phénomène de confluence. Il se peut qu'il s'agisse aussi, dans certains cas spéciaux, de division par étirement (KEPPEN, **1888**, fig. 24, pl. II). Le plus souvent, ils se colorent d'une manière uniforme et semblent homogènes, même à un grossissement très fort ; d'autres fois on y distingue soit des couches concentriques d'inégale densité, les unes sidérophiles et les autres acidophiles (fig. 63, pl. IV), soit des vacuoles grossières parfois recloisonnées (fig. 94, pl. V, et KEPPEN **1888**, fig. 18, pl. II) ; certains d'entre eux enfin sont très finement spongieux et à structure alvéolaire (fig. 28, pl. II ; fig. 69 et 76, pl. IV). Sur la dernière figure citée, on trouve

(1) Ces résultats s'étendent aussi aux macrosomes des Ciliés, et, bien que RHODE (**1903**), dans un travail d'ensemble sur la substance nucléolaire, n'ait point su mettre en évidence leur réaction acidophile, celle-ci est affirmée par HEIDENHAIN (**1907**, p. 178). Mes propres expériences sur un très grand nombre de formes, appartenant à presque tous les groupes d'Infusoires, ont confirmé cette conclusion.

(2) J'ai rencontré deux fois des macrosomes typiques chez *Tokophrya cyclopum* (fig. 9, Pl. I et fig 94, Pl. V) et je crois que la « vacuole » signalée par FILIPJEV (**1910**, Pl VIII, fig. 7) dans le noyau d'un exemplaire de T. *quadripartita* serait aussi un macrosome. Quant à l'énorme corps chromatique représenté chez un autre exemplaire (fig. 8 du même auteur) c'est une zone de chromatolyse, comme celles que j'ai moi-même plusieurs fois figurées chez T. *infusionum.* (COLLIN **1911**, fig. 7, 8 et 11, Pl. X).

même à la fois, dans la substance des macrosomes, alvéoles et vacuoles, ces dernières étant remplies d'une très fine poussière chromatique (ou du moins basophile par la méthode Safranine-Lichtgrün); j'ignore absolument leur signification. Cet aspect paraît très rare et je ne l'ai observé qu'une seule fois, malgré l'examen attentif de plusieurs milliers d'exemplaires contenus dans mes coupes (1).

Quant à la question complexe de l'origine des macrosomes et de leur rôle physiologique, nous ne possédons encore actuellement aucune des données nécessaires pour pouvoir la résoudre. En l'absence d'études expérimentales portant sur des espèces favorables, elle ne saurait être traitée que par voie d'analogie. Trois théories sont en présence, dont une seule concernant directement les Infusoires.

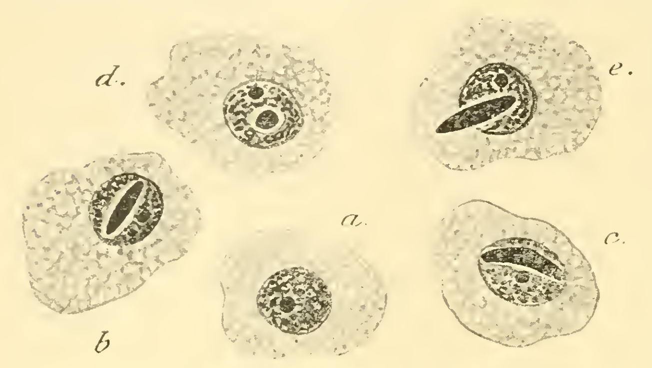


FIG. XII. *Pyrosoma giganteum* LESUEUR. Cellules migratrices du sang, (× 1800); *a*, amœbocyte jeune avec noyau nucléolé, mais sans cristalloïde; *b*, *c*, *d*, amœbocytes plus âgés avec cristalloïde intranucléaire ; (en *d*, ce dernier organite est vu par l'un des pôles) · *e*. expulsion du cristalloïde (on en trouve souvent rejetés dans le plasma sanguin, sans qu'il semble y avoir mort nécessaire de la cellule qui les portait).

D'après FAURÉ-FREMIET (**1905** *d*, p. 603 et **1907** *c*, p. 114) les « nucléoles vésiculeux » des VORTICELLIDÆ (*macrosomes* de GREENWOOD), proviendraient « de la fusion d'un certain nombre de Karyosphéridies usées et ayant perdu leur acide nucléique ». Ces microsomes dégénérés, « devenus plus volumineux », se creuseraient « d'une vacuole », puis s'uniraient par confluence. Quoiqu'un phénomène similaire paraisse bien ressortir de mes figures 92 et 95 (pl. V), je n'ai jamais constaté aucun stade démontrant qu'il puisse en résulter des nucléoles acidophiles.

D'autre part, HEIDENHAIN (**1907**), partant d'un point de vue tout à

(1) Je ne sais pas non plus quelle interprétation donner du noyau à couches concentriques, chromatiques et achromatiques, figuré par KEPPEN (**1888**, Pl. II, fig. 17) pour *Acineta papillifera ;* il s'agit là probablement de quelque aspect pathologique, avec triage mécanique des substances nucléaires au cours d'une sorte de karyolyse. Des images très semblables ont été obtenues par MITROPHANOW (**1903**, fig. 2, 10, 11, 12, 16, etc.) chez des Paramécies soumises à des changements de température brusques (de 38°C à 2°,5). — J'ai trouvé d'autre part aussi, chez *Pseudogemma Fraiponti*, à côté de macrosomes extrêmement volumineux (fig. 55 et 56, Pl. IV) une sorte d'axe sidérophile lancéolé et très aigu dont j'ignore tout à fait la valeur. Serait-ce peut-être quelque chose de comparable aux « *cristalloïdes intranucléaires* », que l'on rencontre assez souvent dans les noyaux âgés ? (Voir pour les cellules cylindriques de l'intestin des Orthoptères : LÉGER et DUBOSCQ, **1899**, p. XXXVII, fig. 2 *a*, *b* ; et pour le sang des Pyrosomes, la fig. XII ci-contre, ainsi que NEUMANN **1909** fig. 7, pl. VIII).

fait opposé, considère la plastine (substance des nucléoles) comme un produit de dédoublement très riche en albumine et très pauvre en phosphore, éliminé lors de la synthèse de la chromatine aux dépens des nucléoprotéides (albuminoïdes déjà riches en phosphore et représentant sans doute la forme sous laquelle les produits d'assimilation pénètrent dans le noyau). Cette théorie très conforme aux recherches chimiques de Kossel, Miescher, Malfatti etc., est aussi acceptée par Haecker (1903), pour qui le nucléole apparaît comme un *déchet* lentement accumulé, puis expulsé périodiquement, pendant la division.

Enfin, Hertwig (1902) fait de la substance nucléolaire (*Nucleolarsubstanz*) un principe actif et constant du noyau, d'une importance au moins égale à celle de la chromatine et partout allié avec elle comme substratum morphologique. Elle « organise la chromatine ». Quand cette substance est en excès, elle se précipite sous la forme de plasmosomes ou nucléoles, qui constituent ainsi une *substance de réserve* et non pas un déchet.

Des faits jusqu'ici connus sur les rapports qui s'établissent entre la taille des macrosomes et les états physiologiques (accroissement par la faim chez *Carchesium*, d'après Greenwood 1896 et chez *Didinium nasutum* d'après Thon 1905 ; accroissement par l'alimentation trop intense chez une forme expérimentale d'eau putride : *Vorticella hians* : Fauré-Fremiet, 1904 *c*, ou chez *Paracineta patula* ; Collin 1911), nous ne pouvons encore actuellement tirer aucun enseignement positif ; car ils se laissent interpréter à peu près également bien suivant l'une ou suivant l'autre de ces trois théories ; l'avenir seul en décidera.

c. Substance interstitielle. — Tous les anciens auteurs admettaient pour le noyau des Infusoires une structure purement « *granulaire* », c'est-à-dire qu'ils considéraient les inclusions diverses (macrosomes et microsomes) comme flottant librement dans un suc nucléaire amorphe.

Bütschli qui, tout d'abord, s'était rangé à cet avis, au sujet de *Tokophrya quadripartita* et de *Dendrocometes* (1876 et 1878), appliqua dans la suite au noyau des Infusoires (Ciliés et Acinètes) ses idées générales de « *structure alvéolaire* » (1887-89, p. 1508 et p. 1875). En 1892, l'une des planches de son bel atlas sur les structures protoplasmiques (pl. II, fig. 7) montre distinctement dans le noyau d'un jeune « *Acineta sp.* » (*Periacineta Buckei* selon moi), un tissu régulier d'alvéoles avec grains chromatiques occupant les points nodaux, le tout étant figuré en entier sur le vif.

A sa suite, SCHEWIAKOFF (**1893**), décrit et représente une structure analogue chez *Tokophrya cyclopum* et chez *Trichophrya cordiformis ;* puis PROWAZEK (**1899**, fig. 7 *a* à *d*), donne une image complètement négative du noyau des *Sphærophrya* parasites chez *Bursaria truncatella*, interprétant comme « alvéoles » les gros granules de chromatine et comme « travées interalvéolaires » les espaces intergranulaires. SAND (**1901**, p. 84 et fig. 11, pl. VI) admet l'aspect « *réticulaire* » pour tous les Acinètes, mais ne représente *que des granules*. Enfin, G. ENTZ *senior* (**1902**), à propos d'*Acineta tripharetrata*, associe les deux théories et expose une conception extrêmement compliquée, applicable, dit-il, « à tous les noyaux des Protistes convenablement fixés », et aussi au cytoplasme (1).

FAURÉ-FREMIET (**1909**, **1910**), après avoir admis dans quelques-uns de ses précédents travaux (**1904** *a*, **1905** *b* et *d*), l'existence d'un « réseau raininien » servant de support aux microsomes chez les Vorticellides, a repris l'ancienne idée des structures « *granulaires* ». Par une série d'essais ingénieusement conduits *in vivo*, et en particulier par l'étude à l'ultramicroscope en milieux alcalins de diverses concentrations, il arrive à considérer le contenu du noyau (abstraction faite des nucléoles) comme étant une « solution colloïdale de chromatine », à granules de taille variable suivant l'alcalinité du milieu, capables de danse brownienne dans certaines conditions et doués de propriétés électronégatives (2).

D'autre part, HICKSON et WADSWORTH, après avoir décrit (**1902**), chez *Dendrocometes* un « réseau chromatique distinct » (linine + microsomes) baigné par le suc nucléaire, ne signalent plus (**1909**), chez *Dendrosoma radians* et chez *Lernæophrya*, que des granules de chromatine flottant en suspension dans une « matrix » fluide, homogène et sans structure, « même aux forts grossissements ». Les auteurs déclarent du reste n'être point arrivés à de telles conclusions « sans examen approfondi et de nombreuses expériences ».

Dans son travail très consciencieux sur *Tokophrya quadripartita*,

(1) Voici, brièvement résumée, quelle est cette conception : les microsomes ne sont point, comme on l'avait cru jusqu'ici, des sphérules régulières, mais des cônes dont la pointe est tournée vers le centre du noyau et la base vers l'extérieur. Leur taille diminue constamment du dedans au dehors, dans chacune des couches concentriques qui composent le noyau, et la membrane elle-même, qui paraît « percée de pores », est formée de ces mêmes couches encore plus condensées. Dans chaque couche, les bases des cônes sont reliées par une fine « lamelle de plasma » tandis que d'une couche à l'autre sont tendus des filaments plus denses qui se recoupent entre eux dans les trois directions, à des angles de 60° et qui limitent ainsi des triangles isocèles où chacun des trois sommets se trouve occupé par un cône. Les filaments ne sont parallèles entre eux que de deux en deux couches, mais obliques, à 30°, d'une couche à la suivante. Un graphique fait mieux comprendre les rapports supposés, peut-être trop géométriques pour être absolument vrais.

(2) J'ai répété moi-même certains de ces essais, chez les Acinétiens, et obtenu des résultats entièrement concordants.

Filipjev (1910) ne cache point la surprise que lui fit éprouver la vue de structures entièrement contraires (« en apparence » selon lui, en réalité, selon moi) aux schémas les plus classiques. « La structure des noyaux, dit-il, me jeta tout d'abord dans un grand étonnement. Il y a bien en vérité une structure alvéolaire visible, mais elle est très particulière : *c'est l'intérieur des alvéoles qui est rempli de chromatine*». Ce qui revient à dire que les images alvéolaires ne sont (comme je l'ai moi-même indiqué plus haut, pour les figures de Prowazek) que le *cliché négatif de la structure réelle ;* elles deviendraient exactes en y remplaçant les cavités alvéolaires par de vrais microsomes (beaucoup plus volumineux ainsi que ne l'ont figuré les auteurs), et le blanc par le noir (1).

De l'ensemble de mes recherches portant sur un nombre assez notable d'espèces de Tentaculifères et aussi d'Infusoires ciliés, je crois pouvoir conclure avec Fauré-Fremiet dont j'accepte pleinement les vues à cet égard, que *seules les structures granulaires sont des structures objectives,* réellement existantes *in vivo* dans les noyaux normaux, tout le reste étant artefact ou illusion d'optique (2).

Il n'existe d'abord aucun doute pour les noyaux pourvus d'énormes microsomes, comme sont ceux des *Tokophrya* et de quelques genres voisins ; le contour des sphérules est absolument net *in vivo* et sur coupes, et l'on ne saisit dans les espaces interposés nul indice de l'existence d'un substratum capable de réprésenter la linine. Bien plus, on obtient facilement la mise en liberté des sphérules chromatiques sur le frais, et sur coupes elle se produit parfois de telle façon que l'espace nucléaire demeure entièrement vide à la suite des colorations, lavages, etc. (consulter, pour une observation certaine de l'expulsion hors du noyau de quelques microsomes chez l'embryon vivant et nullement altéré de divers Acinétiens, Collin, **1908**, p. XXXVI et Filipjev, **1910**, p. 133). Dans ces conditions, il me semble que parler de l'existence d'un « réseau

(1) J'ai réfuté ailleurs (**1911**, p. 437) les raisonnements par lesquels Filipjev a tenté d'échapper aux conséquences extrêmes que comportent à mon sens ses observations très exactes et je crois inutile d'y revenir ici, ayant exposé en détail tous les faits en litige.

(2) Cette conclusion ne se limite pas exclusivement aux macronucléi d'Infusoires et, comme l'a dit avec raison Fauré-Fremiet (**1910**), certains noyaux de Métazoaires à rôle exclusivement trophique, comme le gros noyau des Ciliés, sont aussi de bons types de structure granulaire ; ils se divisent d'ailleurs uniquement par amitose. Parmi eux, je citerai seulement ces énormes noyaux rameux des glandes séricigènes des chenilles de Lépidoptères, dont l'aspect rappelle tant le macronucléus des diverses *Ephelota* ou de *Discophrya Steinii ;* (comparaison déjà faite par Hertwig (**1876**), pour *E. gemmipara*). Ni Meves (**1897**), ni Rhode (**1903**) n'y ont pu découvrir aucune trace de réseau linimien. De même Maziarsky (**1910, 1911**) pour ces mêmes éléments et les cellules intestinales ou hépatopancréatiques de divers Isopodes, n'a rencontré le plus souvent aucun corps figuré contenu dans le noyau, en dehors des nucléoles et des grains chromatiques. Ces derniers peuvent, en se gonflant et devenant creux au centre, donner naissance à des structures pseudo-alvéolaires, semblables à celles dont j'ai parlé pour *Tokophrya cyclopum* (fig. 92, Pl. V).

nucléaire » invisible, c'est émettre une hypothèse démentie par les faits.

Chez d'autres Acinètes, surtout ceux à granules de moyennes dimensions, comme *Discophrya Steinii* (fig. 11, pl. I et fig. 69, pl. IV), on aperçoit sur coupes, entre les microsomes, un substratum alvéolaire à réaction acidophile ; mais n'ayant jamais pu l'observer *in vivo* (la danse brownienne des microsomes s'obtient au contraire aisément aux premiers stades de la nécrose), je serais fort tenté d'y voir une simple figure de coagulation donnée par un suc nucléaire plus riche en albumine que dans le cas précédent. La place des microsomes aux points nodaux des « alvéoles » s'expliquerait d'elle-même au point de vue mécanique : ils serviraient ici de centres naturels d'attraction aux molécules précipitées, tels les fils que l'on trempe dans les solutions saturées pour grouper les cristaux (sucre candi, par exemple).

Enfin, dans les noyaux compacts, à microsomes très fins (fig. 28, 29 et fig. 61, 62, 63) on acquiert l'impression confuse d'une substance intercalaire amorphe qui se prendrait en bloc sous l'influence des réactifs. Il s'agirait d'un suc nucléaire plus épais, intensément coagulable. C'est également l'aspect décrit par HICKSON et WADSWORTH (**1909**, p. 154) chez *Dendrosoma radians.*

Quant aux observations de BÜTSCHLI et SCHEWIAKOFF qui ont vu *in vivo,* à la fois les grains chromatiques et les parois alvéolaires, voici comment je crois devoir en rendre compte : si, transportant la question dans le domaine des faits presque macroscopiques, nous formons à la surface d'un peu d'eau albumineuse contenue dans un verre de montre une série de bulles d'air suffisamment petites, au moyen d'une pipette fine, puis les examinons sous un faible grossissement (30 à 50 diamètres), ces bulles nous paraîtront unies par un réseau dont elles occupent les points nodaux. Cette illusion provient des phénomènes de réflexion totale qui se produisent entre les bulles, à chacun de leurs points de contact. Si nous supposons la structure de beaucoup plus ténue, l'illusion est invincible.

C'est là une expérience très simple et bien facile à reproduire. Elle n'en est pas moins convaincante.

d. Membrane. — L'existence d'une membrane définie autour du macronucléus des suceurs est admise d'un commun accord par STEIN (**1854**), MAUPAS, BÜTSCHLI, SCHNEIDER (voir fig. 5, pl. VII, **1887**), KEPPEN (**1888**, p. 26), et SAND (**1901**, p. 84). SWARCZEWSKY (fig. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8) la représente aussi nettement (et parfois isolée du noyau) chez

son « *Acineta gelatinosa* » (= *A. Swarczewskyi*). Enfin MARTIN (1909 *b*), déclare avoir trouvé, chez les individus proboscidiens et vermiformes d'*Ophryodendron abietinum* « a distinct (nuclear) membrane ».

Seuls HICKSON et WADSWORTH (1902 et 1909) contestent sa présence effective non seulement chez *Dendrocometes*, mais aussi chez *Dendrosoma radians* et chez *Lernæophrya.* Pour ces deux derniers genres, ils remarquent cependant qu'en colorant sur coupes par l'hématoxyline ou la brasiline au fer, suivie de rouge Congo, on aperçoit autour du macronucléus une ligne « qui pourrait être confondue avec une membrane limitante ». Après des recherches prolongées, ils demeurent toutefois convaincus « que cette ligne ne représente point une membrane continue et qu'elle appartient, non pas au noyau, mais au cytoplasme ambiant » (1909, p. 153).

Contrairement à ces conclusions, je crois devoir admettre, comme un fait établi, la présence très constante d'une membrane isolable autour du macronucléus des Suceurs. Chez *Dendrocometes*, ma figure 19 (pl. I) montre précisément cette membrane isolée, portant encore à sa face interne quelques grains chromatiques, tandis que le reste du noyau s'est très fortement rétracté, comme dans une cellule végétale en voie de plasmolyse. Des fixations défectueuses, mais très instructives par là même, donnent souvent cet aspect. On l'obtient également sur le frais, en isolant dans l'eau le macronucléus, par pression ménagée du corps de l'Infusoire, ainsi que le recommande avec raison BÜTSCHLI (1887-89, p. 1506) ; les images sont plus nettes ainsi que par tout autre procédé.

La membrane nucléaire se colore assez souvent par l'hématoxyline ferrique, ce qui fait que certains auteurs la décrivent comme étant de nature « chromatique » ; c'est une erreur assurément, car dans toutes les colorations véritablement électives (méthode de R. y Cajal au carmin et indigo, méthode de Benda à la Safranine-Lichtgrün, etc.), elle se comporte comme élément acidophile (fig. 76, pl. IV). Chez certaines espèces même où elle s'isole fort aisément, comme chez *Paracineta crenata* (fig. 65, pl. IV), elle acquiert une consistance assez voisine de celle des cuticules et se colore, comme ces dernières, en bleu dans la méthode de Mallory, tranchant ainsi à la fois sur le cytoplasme gris-rosé et sur la chromatine orange.

Chez *Tokophrya cyclopum* (fig. 1 à 7, pl. I ; fig. 79 à 88 et 93 à 95, pl. IV), peut-être aussi chez *Choanophrya* (fig. 10, pl. I et fig. 74, pl. IV), on trouve à la périphérie du macronucléus, immédiatement sous la membrane, une

série de granules plan-convexes qui se colorent comme la chromatine par l'hématoxyline ferrique, mais présentent au contraire un ton rouge violacé (réaction acidophile) par la méthode extrêmement fidèle de coloration triple au Krésylblau-fuschine-orange (voir les fig. de la pl. V).

Quand la masse chromatique se sépare de la membrane (artefact assez fréquent chez *T. cyclopum*), ils adhèrent à celle-ci et deviennent d'autant mieux perceptibles que le vide produit est plus grand.

Ces grains, dont j'ignore encore à peu près la valeur et que je nommerai « *grains pariétaux* » pour ne rien préjuger (voir cependant chap. IV p. 231) n'ont pas de représentants chez les espèces les plus voisines de *Tokophrya cyclopum* (*T. infusionum* et *T. quadripartita* par ex.), mais ont déjà été décrits chez deux Infusoires ciliés : d'une part Prowazek (**1903**, pl. V, fig. 49) les signale comme « granules de chromatine » résistant fort longtemps à la décoloration, chez un *Glaucoma sp.* ; d'autre part, Fauré-Fremiet les dénomme plus justement « nucléoles acidophiles » au cours de son étude sur *Glaucoma piriformis* (**1906**, text fig. 1). Je les ai rencontrés moi-même chez le *Glaucoma scintillans*, bien distincts surtout sur les macronucléi jeunes, encore peu chromatiques, des exemplaires ex-conjugués.

4° Structure pendant la division.

Malgré l'étude attentive de la division macronucléaire que j'ai pu faire à loisir, *in vivo* et sur coupes, chez un grand nombre d'Acinètes, je ne saurais actuellement reconnaître à ce phénomène aucune particularité susceptible de le caractériser vis-à-vis de la division macronucléaire des Infusoires ciliés, tant les aspect sont identiques.

Des tentatives ont été faites pour rapprocher ces divisions soit de la mitose véritable (ou « *métaomitose* » de Chatton **1910** *b*), soit des formes inférieures de celle-ci (« *promitose* » de Nagler ou « haplomitose » de Dangeard), telles qu'elles nous sont connues dans les autres groupes de Protistes. Ces tentatives ont avorté et reposent toutes exclusivement sur l'interprétation mauvaise de phénomènes normaux ou sur la confusion que l'on a faite entre ceux-ci et des aspects certainement nécrotiques n'ayant aucun rapport avec la division.

Keppen le premier (**1888**), imbu des idées de Carnoy sur l'existence constante d'un spirème continu, dans les stades du moins qui précèdent la mitose, s'est efforcé de retrouver des structures équivalentes dans le noyau des Acinètes ; c'est ainsi qu'il compare au « peloton chromatique »,

les traînées filamenteuses formées par alignement, puis soudure des microsomes (p. 33), homologue au diaster décrit chez *Euglypha* par SCHEWIAKOFF (**1888**), les images obtenues sur la fin de la division, avec reflux de la chromatine aux pôles (p. 34), et parle même d'une « plaque équatoriale » aperçue « une fois, » avec bâtonnets courbes, d'une certaine épaisseur, colorables en entier au carmin et simulant des chromosomes. Malheureusement, par suite de l'absence de figures, cette description demeure absolument énigmatique et comme elle ne correspond d'ailleurs à aucun des aspects que j'ai moi-même pu rencontrer, je m'abstiendrai à son sujet de tout essai de commentaire. On doit le regretter d'autant plus que les observations de KEPPEN sont, sur les autres points, d'une exactitude admirable ; seules ses vues théoriques étaient défectueuses et l'ont égaré parfois. J'en citerai un autre exemple, relatif lui aussi à la division nucléaire : il s'agit des « *Polplatte* ». L'auteur ayant rencontré, au proche voisinage du noyau, à des stades de repos (par ex. fig. 6 de sa pl. I) des amas de substance claire semée de granules brillants dont il ne s'expliquait pas la nature, suppose sans autre preuve, qu'il s'agit peut-être là de « corps polaires » semblables à ceux présents chez *Euglypha* et chez *Actinosphærium* (p. 38). Il n'en avait pourtant jamais vu la moindre trace dans les figures de division qui eussent dû les présenter au maximum de développement ; on verra dans la suite (chap. VII, p. 275) quelle interprétation foncièrement différente, il convient d'en donner.

Les « mitoses » décrites par SAND (**1901**, p. 87 et suiv.) pour le noyau des Acinètes, malgré leur concordance parfaite avec les données de SCHAUDINN (**1896**) relatives aux divisions nucléaires complexes de certains Héliozoaires (par ex. *Acanthocystis*), ne subsistent pas davantage que la « Karyocinèse raccourcie » invoquée par KEPPEN. J'ai tenté (**1911**, p. 434) d'interpréter certains aspects représentés par l'auteur belge chez des Acinètes au repos (voir sa pl. VI, fig. 6), comme répondant à des stades spéciaux de dégénérescence avec cloisonnement du noyau dans le sens de la longueur, par des travées achromatiques dans l'intervalle desquelles viennent se grouper les microsomes. Je figure ici même (fig. 96, pl. V) un noyau montrant bien cette disposition chez un exemplaire qui se trouve au début du bourgeonnement ; ce cas est extrêmement rare, à tel point que je n'ai pu l'observer qu'une seule fois, tandis que j'ai vu par centaines les noyaux cloisonnés semblables dans les stades de repos ; cet aspect particulier n'a donc aucun rapport avec la division. J'ai

pu constater sa présence chez *Tokophrya infusionum*, *T. quadripartita*, *Paracineta homari* (COLLIN 1911, fig. XXVII) et *Paracineta crenata* (*ibid.* fig. XXVIII) ; et ici même chez *Tokophrya cyclopum* (fig. 8, pl. I).

Quant aux autres figures de SAND (pl. XXIV de cet auteur), elles sont à tel point schématiques et simplifiées que je crois inutile d'en chercher l'interprétation détaillée ; il se peut que beaucoup d'entre elles répondent à des noyaux fibreux de l'état quiescent, d'autres à des divisions effectives, ce que seul l'examen du corps protoplasmique permettrait d'élucider ; or, ce dernier n'est pas représenté par SAND. Je croirais volontiers que les prétendus « centrosomes » relativement volumineux (et non toujours polaires, comme il est indiqué par le texte), sont en réalité des micronucléi simplement superposés à la figure fibreuse du macronucléus.

Du reste, malgré le nombre considérable des exemplaires examinés et les observations précieuses que nous lui devons sur d'autres points, le sagace observateur belge ne paraît pas avoir eu une idée parfaitement nette des phénomènes de division, ni même des conditions dans lesquelles ils s'opèrent. Quand il insiste, par exemple (p. 81 à 83), sur l'extrême difficulté que présente cette étude et cite à ce sujet un passage de MAUPAS relatif uniquement dans le texte original à la recherche des fuseaux *micronucléaires* de la conjugaison, tous les arguments qu'il invoque reposent sur des faits inexacts. Passons sur la « rareté » (très relative) du matériel ; sur l'« opacité » prétendue du corps protoplasmique que quelques jours d'affamement rendent cependant fort diaphane, dans la plupart des cas ; sur la « petitesse » extrême des éléments à observer (il s'agit cependant de « macronucléi »!) ; et ne retenons que ces trois points : rapidité de la division (supposée mais non observée) ; synchronisme rigoureux des stades dans un même groupe d'individus ; accomplissement nocturne du phénomène de division.

Tous les auteurs qui ont suivi la division sur le vivant, comme BÜTSCHLI, le premier, chez *Tokophrya quadripartita* (1876 *b*), sont unanimes à remarquer sa durée considérable ; je l'ai vu moi-même souvent se prolonger pendant une heure. Nous sommes loin des « minutes » auxquelles SAND fait allusion ! J'ai, d'autre part, effectué de nombreuses fixations en masse des espèces les plus diverses, soit de cultures entières prélevées par râclage du fond d'un verre de montre, soit de peuplements naturels sur Hydraires, sur Algues, ou sur Crustacés ; et j'ai toujours trouvé (quand il y avait des divisions) les stades quelconques éparpillés sans aucune trace de synchronisme. Des expériences de statistique que je

poursuis en ce moment sur le taux des divisions, dans des conditions de milieu aussi variées que possible, ne m'ont jamais non plus indiqué nettement un rythme nycthéméral, comme celui qu'on connaît chez les Protistes à Chlorophylle (Eugléniens, Diatomées, Péridiniens). C'est là d'ailleurs un fait assez compréhensible ; car, ni la capture des proies, ni l'assimilation, ni le mouvement (quand il y a lieu) ne « cessent », comme le croit SAND, à aucune heure de la journée. Comme MAUPAS et d'autres auteurs l'ont montré pour le développement des Ciliés, la lumière est une chose parfaitement indifférente.

DANGEARD (1902), au cours de son travail sur le groupe des Eugléniens, décrit chez ces Flagellés un mode de division spécial, avec élongation en biscuit, puis en haltère, du Karyosome central volumineux, la chromatine périphérique se groupant tout autour en segments spiralés (« chromospires ») provenant du spirème continu de l'état de repos, qui existerait chez ces êtres comme chez les Péridiniens. L'auteur nomme cette structure de repos : « structure pseudogranuleuse », en raison de ce fait que la coupe optique des replis réguliers du cordon nucléaire donne d'une manière presque invincible l'illusion de grains chromatiques multiples tout autour du karyosome. Le mode de division qui correspond à cette structure est lui-même dit « haplomitose ».

Or Dangeard dit également (p. 342) : « Les observations que nous avons faites sur le gros noyau d'une *Podophrya* indiquent aussi l'existence de l'haplomitose dans la famille des Acinétiens ; le nucléoplasme a une structure pseudogranuleuse exactement semblable à celle du noyau des Eugléniens ; au centre se trouve un gros nucléole qui, au moment de la division, forme un axe s'étendant jusqu'à la surface nucléaire ; les chromospires deviennent visibles ; le noyau s'allonge en un long biscuit courbé en arc ou replié sur lui-même ; on voit toujours au centre l'axe nucléolaire et les chromospires parallèles à cet axe. Nous n'avons pas vu malheureusement le dernier stade de la division, mais il est dès maintenant presque certain que la division nucléaire des Acinétiens est une haplomitose ».

J'ai tenu à citer ici ce passage intégralement, à cause des affirmations très nettes qui y sont contenues, affirmations que je ne puis, hélas, confirmer sur aucun point. En étudiant plus haut la structure du noyau au repos, je crois avoir montré qu'elle est véritablement granuleuse, au sens propre, et nullement « pseudogranuleuse », puisque les microsomes y sont indépendants dans un suc nucléaire amorphe (p. 79),

sous forme de sphérules parfaitement définies, faciles à isoler par rupture de la membrane. D'autre part, je n'ai jamais constaté, ni chez *Podophrya fixa*, *P. Maupasii* ou *P. Sandi* (les seules espèces du genre que j'aie examinées), ni chez aucun autre Acinète, la présence d'un nucléole central constant pouvant jouer le rôle du Karyosome des Eugléniens. Que la « *Podophrya* » invoquée par DANGEARD soit une *Podophrya* véritable et authentique, ou qu'elle soit simplement, comme sa « *Podophrya fixa* » de 1890, un stade podophryoïde d'une *Tokophrya* quelconque, la chose importe peu pour le problème ici posé. Car dans l'un ou l'autre genres, tous les noyaux normaux m'ont paru composés uniquement de microsomes, avec absence de macrosomes. Dans les genres au contraire où ces organites sont fréquents (par ex. *Acineta*) le noyau en est criblé, mais on pourrait chercher en vain, dans la plupart des cas, un nucléole prépondérant.

Les noyaux que l'auteur compare à ceux des Eugléniens ne peuvent guère s'interpréter, je crois, que comme relatifs à des stades de dépression profonde, avec chromatolyse centrale, simulant un karyosome. Ils seraient l'équivalent des noyaux « vésiculeux » vus par SAND et par moi-même (cf. plus haut, p. 69) chez des espèces diverses parmi lesquelles se trouve *Tokophrya infusionum*, c'est-à-dire l'espèce même observée par DANGEARD en 1890. Il est possible qu'à ce stade, si le noyau s'étire pour une division (ce que je n'ai jamais encore réussi à constater), la zone chromatolytique se trouve elle-même allongée passivement, puis s'étrangle en bissac et enfin se partage entre les noyaux fils. De là à faire de cette partie manifestement nécrotique, l'agent directeur nécessaire de toute division normale, il y a un pas qui me paraît peu aisé à franchir.

KEPPEN a figuré, d'autre part (1888), un noyau à peu près sphérique pourvu d'un macrosome énorme, chez *Acineta papillifera* (fig. 10, pl. I), et, chez cette même espèce aussi (fig. 24, pl. II), un noyau en bissac avec un macrosome semblable subissant la division. Il s'agit là de cas fortuits, de valeur exceptionnelle et d'une extrême rareté, non d'une structure constante et caractéristique ; chez *Tokophrya cyclopum* où les macrosomes sont rares (à peine en trouve-t-on un pour 1.000 individus !) j'ai vu l'un d'eux rester, sans s'être divisé, dans le noyau du parent (fig. 9, pl. I), l'embryon n'en contenant point. On ne saurait donc, ici non plus, parler de « rôle directeur » sous quelque forme que ce soit.

Ceci dit, passons de suite à l'étude objective du phénomène de division et des formes différentes qu'il revêt, selon les genres ou les espèces. On y pourra toujours distinguer quatre phases : stade de *concentration*,

tendant à donner au noyau une forme sphéroïde qui n'est presque jamais atteinte que dans une mesure imparfaite ; stade de *bourgeonnement* proprement dit, ou « croissance de division » (*Theilungswachsthum* des auteurs allemands), stade d'*étranglement progressif* amenant la séparation ; enfin *retour au repos*, pour les deux noyaux fils.

Dans le cas le plus simple et aussi le plus instructif, celui d'un noyau granuleux à *structure uniforme*, c'est-à-dire composé exclusivement de microsomes, sans macrosomes interposés, le prélude de la division observée *in vivo* consiste en mouvements de brassage d'abord extrêmement lents, incertains, comme hésitants, mais témoignant avec netteté d'une rupture d'équilibre ; on dirait une amibe qui se prépare à se mettre en marche. Et telle est en effet, selon toute vraisemblance, la cause de la division ; de même que l'on explique les mouvements d'une amibe comme un simple effet produit par l'inégalité de tension superficielle sur ses différentes faces (QUINKE, RHUMBLER, etc.), de même on peut, je crois, rendre compte de toute la marche du processus amitotique en le considérant comme étant provoqué par le seul fait du développement continu et progressif de l'aire embryonnaire au sein du cytoplasme. Ce serait alors un acte absolument passif, une adaptation pure et simple d'un corps déformable et plastique aux conditions nouvelles de l'équilibre cellulaire. Malgré l'avis contraire de SAND (1901, p. 90), il est absolument certain que, comme l'a vu BÜTSCHLI (1876 *b*) chez *Tokophrya quadripartita*, la division cytoplasmique est toujours en avance sur la division nucléaire qu'elle précède et qu'elle provoque.

Dès que les courants de brassage ont acquis une certaine intensité, on voit, par pression réciproque, les microsomes s'étirer, puis s'orienter en files parallèles aux courants, enfin (plus ou moins tôt, plus ou moins tard), se souder bout à bout entre eux, dans une même file, donnant ainsi naissance à des fibres continues où leur individualité semble en entier s'évanouir. On pourrait nommer ces stades, d'après l'analogie frappante que présentent les microsomes avec des Bactéries diversement logées au sein d'un mucilage : stade « en zooglée non orientée », puis « en zooglée orientée », et enfin en « zooglée pelotonnée » ou filamenteuse (1).

C'est d'ordinaire à ce moment que l'on voit s'amorcer la phase de

(1) Comparer en particulier le dessin donné par MIGULA (1900, p. 27, fig. 30) pour le *Bacillus subtilis* EHRENBERG, avec celui représentant (fig. XLVII, p. 169. de la présente étude) le noyau filamentaux, à microsomes encore distincts, de *Choanophrya*.

bourgeonnement proprement dit, une partie de noyau faisant tout à coup hernie, à la façon d'un pseudopode, dans la direction du corps du futur embryon (fig. XXII *a*, p. 113 et XLVII, p. 169). Sans nul doute, de ce côté, par suite des réactions spéciales du cytoplasme embryonnaire dont la composition et les propriétés diffèrent certainement beaucoup de celles du plasma du parent, il se produit une tension moindre, cause immédiate de l'écoulement.

Une fois le flot de substance parvenu dans cette zone de nouvelle formation, l'équilibre troublé se trouve presque rétabli et la division s'achève par simple étranglement de la région qui joint le parent à l'embryon ; ici encore c'est à coup sûr le cytoplasme, et sans doute même l'ectoplasme plus particulièrement contractile (chap. VIII, p. 279) qui dirige le phénomène. J'ai montré la même chose, pour la division par moitié des macronucléi anciens, au moment de la rupture des couples conjugués, chez l'Infusoire astome *Collinia branchiarum*, parasite des *Gammarus* (COLLIN **1909** *a*, p. 382).

Parfois la structure fibreuse se conserve quelque temps après la rupture qui a lieu par étirement (fig. XXV *c*, p. 121) ; parfois au contraire, elle cesse avant même que l'amitose soit accomplie intégralement, et par fragmentation des fibrilles chromatiques, on voit se reformer peu à peu les microsomes. Leur reconstitution a lieu souvent dans l'embryon en premier lieu, dans le parent seulement ensuite. Un phénomène intéressant et sur lequel j'ai appelé pour la première fois l'attention (COLLIN **1908**, p. XXXVI) est la genèse de sphérules de taille très inégale dans les deux noyaux fils, celles du noyau embryonnaire atteignant un volume souvent double, triple ou quadruple de celles du noyau du parent (voir fig. XXII *d*) ; c'est là ce que j'ai appelé « *amitose hétéropolaire* ».

FILIPJEV (**1910**, p. 124) s'appuyant sur ce fait que, dans les exemplaires maintenus en état d'inanition, il se produit un accroissement notable de la taille des granules chromatiques du macronucléus (fait que j'ai pu moi-même également confirmer : COLLIN **1911**, p. 434) a tenté d'expliquer par le même processus la structure caractéristique du noyau embryonnaire ; la grosseur des sphérules serait causée, dit-il, par l'affamement forcé auquel est soumis l'embryon dans la cavité maternelle. Il est difficile d'admettre qu'il en soit vraiment ainsi, quand nous voyons les microsomes se reformer d'emblée, avec leur taille très différente dans le parent et l'embryon, dès le passage au repos, et ceci aux dépens de structures fibrillaires identiques de part et d'autre. Mais il suffit de modi-

fier de très peu cette précieuse donnée découverte par l'auteur russe, pour la rendre, je crois, entièrement acceptable : le cytoplasme embryonnaire est en effet à peu près dépourvu d'inclusions; c'est en quoi il est « épuré », selon l'opinion classique (HERTWIG, BÜTSCHLI, etc.) ; mais, par là même aussi, il se rapproche étrangement d'un cytoplasme placé en « état d'inanition »; il jouit très probablement d'un chimisme identique. Et comme nous savons d'autre part que dans une solution colloïdale de chromatine, telle qu'est un macronucléus d'Infusoire (voir plus haut, p. 78) les dimensions moyennes des granules en suspension sont susceptibles de varier dans une mesure très large, suivant les qualités d'ambiance, rien ne doit plus surprendre dans le fait qu'un noyau embryonnaire se trouve être très comparable à un noyau d'adulte transformé par le jeûne. Et cela n'entame d'autre part en rien les conclusions légitimes que j'ai cru pouvoir en tirer au point de vue de la « rénovation » à la fois nucléaire et cytoplasmique du corps de la jeune larve.

Le « stade de concentration » précédant la division se trouve être à peine sensible et difficile à observer dans le cas d'un noyau ovalaire ou subsphérique ; il est au contraire évident dans le cas d'un macronucléus rubané, ou même simplement conique ou pyramidal, comme celui des grands exemplaires de *Tokophrya quadripartita*. Je l'ai constaté très nettement chez cette dernière espèce, ainsi que l'avaient fait avant moi BÜTSCHLI, KEPPEN et FILIPJEV. Mais la concentration d'un grand noyau rameux, tel que celui, par exemple, des EPHELOTIDÆ n'avait encore été, je crois, remarquée par personne, malgré la fréquence relative de ces images intéressantes dans tous les peuplements fixés et colorés en masse.

Pour le cas particulier d'*Ephelota gemmipara*, HERTWIG avait cru pouvoir accorder au noyau un rôle prépondérant dans la formation des bourgeons : il suppose en effet que le nombre et la place respective de ceux-ci se trouvent à l'avance désignés par le nombre et la place des rameaux nucléaires dirigés vers le haut. C'est par une sorte de refoulement occasionné sans doute par la croissance de ces derniers, que se trouverait provoquée la croissance des bourgeons. Or, d'une part, il n'y a pas toujours concordance exacte entre les branches nucléaires au début du bourgeonnement et la disposition des ébauches embryonnaires ; d'autre part, et surtout, comme l'a bien remarqué BÜTSCHLI (1889, p. 1893) d'après les figures mêmes d'HERTWIG, le noyau ne pénètre point dans les jeunes embryons jusqu'à un stade fort avancé de leur évolution. Néanmoins, le savant auteur des « *Protozoa* » conserve encore l'idée de

l'existence probable et même presque certaine d'une influence déterminante du macronucléus (1).

Or, c'est là une hypothèse à laquelle la découverte du stade de concentration semble enlever désormais toute trace de vraisemblance. On verra sans aucune peine, sur les figures données plus loin au sujet du bourgeonnement d'*Ephelota gemmipara* (fig. XLII à XLIV, p. 160 et suiv.) que les branches nucléaires ascendantes du début du bourgeonnement ne sont précisément pas celles qui iront aux embryons ; car la masse du noyau doit subir dans l'intervalle de très profonds remaniements.

Le premier signe d'altération de la forme du noyau consiste dans l'épaississement des branches (tant celles du haut que celles du bas : fig. XLII *a*) et leur raccourcissement concomitant, en même temps qu'apparaît la structure fibrillaire. J'ai tenté d'expliquer plus haut (p. 66) la permanence de la forme du noyau au repos, dans les cas où elle s'éloigne plus ou moins notablement de l'état sphéroïde, par la grande ténacité de quelques-unes de ses parties, surtout par celle de la membrane précipitée en *gel* instable. Au moment de la division le noyau redevient fluide, comme le prouvent les courants dont sa masse est parcourue et il tend, comme un corps visqueux dépourvu d'élasticité, à prendre lentement la forme d'élément sphéroïde, au sein du cytoplasme. De plus, une attraction d'ensemble causée par la résistance moindre du côté qui est tourné vers la face apicale (ou aire embryonnaire) le fait monter vers cette face avec étirement croissant des travées inférieures qui finissent par se résorber (fig. XLII *b*).

Quand ce mouvement a pris fin, un stade très condensé en peloton fibreux (« *Knauelstadium* » de BÜTSCHLI 1876 *b*, chez *Tokophrya quadripartita*) se trouve ainsi réalisé. Mais déjà des pointements nouveaux sont présents à la face apicale, en face de chacun des bourgeons qui ont alors atteint un développement considérable. Leur formation répond au « *Theilungswachstum* » de la division simple, et représente comme celle-ci un phénomène purement passif quant au rôle du noyau. C'est là, à mon avis, malgré la très réelle analogie d'aspect, une différence fondamentale entre la division macronucléaire d'*Ephelota gemmipara* et les curieuses divisions multipolaires du noyau des *Aggregata* figurées par MOROFF (1908) ; chez ces derniers Sporozoaires, le noyau prend la forme étoilée sous l'influence attractive de cônes centrosomiens multiples émanés de sa

(1) « Dagagen ist wohl sicher, écrit BÜTSCHLI (*loc. cit.*), dass die Knospungsstellen durch die herantretende Kernäste bestimmt werden. »

substance même, tandis que chez *Ephelota*, le rôle de centres d'attraction se trouve joué par la masse plasmique du corps des embryons (fig. XLIII *a* et *b*, p. 161).

A partir de ce stade, les diverticules nucléaires supérieurs pénètrent plus avant dans chacun des bourgeons, d'abord aigus et effilés, puis renflés en massue obtuse (fig. XLIV *a*, p. 162), et enfin se recourbant en un fer à cheval très fermé suivant le processus même observé par HERTWIG (1876). La rupture a lieu seulement lors de la libération (fig. XLIV *b* et *c*).

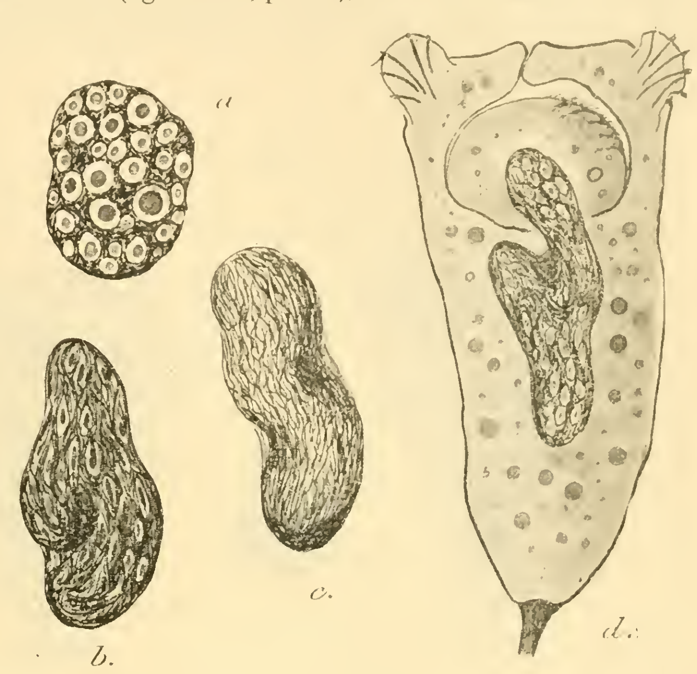


FIG. XIII. *Acineta tuberosa* EHRG. (forme *Fraiponti*). Coloration sur coupes par la méthode de Mann). *a*, *b*, *c*, divers stades du macronucléus × 1000. Les macrosomes nombreux dans le noyau au repos (*a*), s'étirent dès le début du stade fibreux (*b*) pour disparaître ensuite totalement (*c*). Ils se reconstituent vers la fin de la division (*d*). On voit également en *d* (× 800) les 2 faisceaux tentaculaires, les rangs de cils de l'embryon et le col d'invagination de la cavité maternelle.

La concentration nucléaire se retrouve, sous une forme également très nette, dans la division du noyau rubané, arqué, des divers *Hypocoma*, et en particulier de *H. acinetarum* et *H. ascidiarum* ; je l'ai représentée chez cette dernière espèce (voir fig. CXI *c*, *d*, *e*, p. 421) et je crois inutile d'insister pour montrer jusqu'à quel point ce stade se trouve superposable aux figures similaires obtenues chez les Ciliés. Ici et là tout s'explique de la manière la plus parfaite par la fluidification du noyau au moment où s'accomplissent les phénomènes reproducteurs.

Cependant, si l'on connaît, chez les Infusoires ciliés, quelques cas exceptionnels, tels que celui de *Rhizocaryum concavum* (CÉPÈDE 1910, fig. XI, p. 446) ou encore des *Chromidina* et *Opu-*

linopsis (DOBELL 1909), où un noyau rameux se divise sans concentration, ces cas ne font pas défaut non plus chez certains Acinétiens : chez *Dendrosoma radians*, il se forme de place en place et d'une manière indépendante, des embryons multiples en des points différents du corps, mais sans qu'il y ait entre eux aucune trace de ce synchronisme qui est si rigoureux pour les larves d'*Ephelota*. Or, HICKSON et WADSWORTH ont montré (1909) qu'il s'agit d'amitoses partielles, pour ainsi dire

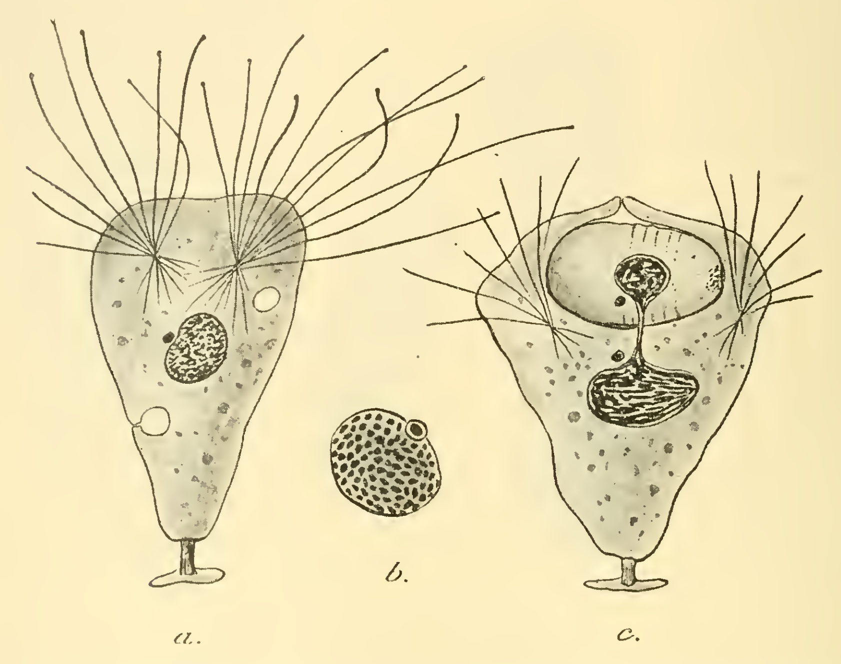


FIG. XIV. *Tokophrya infusionum* (STEIN). Coloration *in toto* par l'hématoxyline ferrique et l'éosine. *a*, exemplaire normal montrant bien le chiasma des faisceaux tentaculaires, × 600 ; *b*, macronucléus et micronucléus d'un autre individu × 1200 ; *c*, exemplaire en bourgeonnement (fin d'amitose du macronucléus et micronucléus déjà divisé) × 800.

« locales », la structure fibrillaire ne se montrant dans le noyau qu'en face du point précis où se forme un embryon. C'est qu'ici, par suite des rapports même de dimensions de l'embryon et du parent, et par suite également de la forme rameuse du corps, l'influence modificatrice de la zone embryonnnaire n'affecte qu'une région entrêmement limitée du macronucléus. Un phénomène semblable pourrait être observé dans la genèse de l'embryon unique chez *Discophrya Steinii*, ainsi que dans le bourgeonnement externe qui produit les vermiformes chez *Dendrosomides paguri* (voir fig. LVIII *a*, p. 198), probablement aussi chez les grands

Ophryodendron pourvus d'un noyau rameux, comme *O. porcellanum.*

J'ai négligé complètement à dessin, de parler jusqu'à présent des « macrosomes », pour ne pas compliquer l'étude du phénomène de division. Dans les cas où ils existent, je ne les ai jamais vus expulsés du noyau, ainsi qu'AWERINZEW (**1908**) l'a constaté fort nettement chez un Cilié parasite, *Bütschliella opheliae ;* je ne crois pas non plus, comme le pensait KEPPEN, qu'ils prennent part directement à la constitution des fibrilles chromatiques, et jouent ainsi le rôle d'un « réservoir de chromatine », comme le peut faire dans certains cas le nucléole nucléinien des cellules ovulaires ; leur nature s'y oppose. Étant d'abord sphériques (fig. XIII *a*), on les voit s'étirer dès le début de l'amitose (fig. XIII *b*), pour disparaître complètement pendant le stade en peloton (fig. XIII *c* et fig. 78, pl. IV) et reparaître ensuite, plus ou moins tôt selon les cas, vers la fin de la division (fig. XIII *d*, et fig. 9, pl. I). Les stades représentés chez *A. tuberosa* (fig. XIII *a* à *d*) ont été figurés après coloration sur coupes à la méthode de Mann et l'aspect serait identique chez *A. papillifera.* Toutes les structures réticulaires signalées par KEPPEN (**1888**) dans le noyau de cette espèce (voir en particulier sa fig. 25, pl. I) seraient à mon avis l'expression incomprise des nombreux macrosomes qui commencent à reparaître dans la trame nucléaire dès après la division. Elles n'impliquent en aucune façon l'existence effective du « réseau lininien » de tous les schémas classiques.

B. MICRONUCLÉI.

1° Présence et nombre.

La présence d'un corpuscule analogue au micronucléus des Ciliés a été signalée pour la première fois chez un Acinétien par BÜTSCHLI (**1876**). Il s'agissait alors des *Sphærophrya* parasites de *Paramæcium Bursaria.* Ce même fait fut confirmé sur diverses autres formes par MAUPAS, MŒBIUS, KEPPEN, et dans sa révision d'ensemble (**1889**) le savant professeur d'Heidelberg déclare nettement se ranger à l'hypothèse de l'existence constante des micronucléi chez tous les Acinètes.

Depuis lors, les recherches de DANGEARD (**1893**), SCHEWIAKOFF

(1893), Ishikawa (1896), Sand (1901) (1), Hickson et Wadsworth (1902 et 1909), G. Entz (1902), Schröder (1907), Martin (1909 *b* et *c*) et enfin Filipjev (1910) ont encore étendu considérablement nos connaissances sur leur répartition dans l'ensemble du groupe.

J'ai rencontré moi-même, au cours de mes recherches, un micronucléus unique chez *Tokophrya cyclopum* (parent et embryon : fig. xxv *c*, p. 121), *T. infusionum* (fig. xiv, p. 92), *T. quadripartita* (fig. 96, pl. V et **1911**, pl. X, fig. 15 à 19), *Discophrya elongata* (**1911**, fig. iv, p. 441), *Rhabdophrya trimorpha* (fig. ci, p. 387), *Choanophrya infundibulifera* (fig. 75, pl. IV), *Rhynchophrya palpans* (fig. xcviii, p. 375, *a* et *c*), *Acineta papillifera, Acineta constricta* (fig. lxxxviii, p. 346), *Paracineta limbata* (fig. lxxix *b*, p. 307), *Paracineta patula* (fig. lxii *a*, p. 219), *Pseudogemma pachystyla* (fig. xcv, p. 361) et *Pseudogemma Fraiponti* (fig. lxxviii *a*, p. 306 et fig. 55 à 58, pl. IV) ; enfin chez *Hypocoma ascidiarum*, où il a fréquemment l'aspect d'un ellipsoïde ou même d'un fuseau biconique (fig. cxi, p. 421), tandis qu'il est toujours sphérique chez les autres espèces citées.

J'en ai vu au contraire trois à cinq chez *Dendrocometes* et *Stylocometes*, deux à quatre chez *Acineta tuberosa* (fig. lxxxii p. 338), *Ophryodendron trinacrium* (fig. iv *a* et *b*, p. 30), *Acinetopsis campanuliformis* (fig. xciii p. 357) de trois à cinq et même sept chez *Paracineta homari* et chez *P. crenata* (fig. 64, 65, pl. IV et fig. ii, p. 26 ; voir aussi **1911**, fig. xxvii et fig. xxviii) ; de six à douze chez *Periacineta linguifera*, (fig. xi, p. 73), *Discophrya Steinii, D. acilii* (fig. xv p. 95) et *D. cybistri* (fig. iii, p. 28). Je crois qu'il en existe aussi plusieurs chez *Trichophrya salparum* adulte, bien que je n'en aie jamais trouvé qu'un seul chez l'embryon (fig. xcix *f*, p. 381).

Il me reste encore à citer, dans cette catégorie : *Dendrosomides paguri*, les *Ophryodendron porcellanum* et *sertulariæ*, enfin *Ephelota gemmipara*, quatre espèces pour lesquelles des particularités intéressantes doivent être signalées.

Chez *Dendrosoma radians*, Hickson et Wadsworth (1909) décrivent des micronucléi nombreux, répartis au hasard à la fois dans le stolon

(1) Sand, il est vrai, nia l'existence des *micronucléi* comme tels, mais sur 16 espèces diverses (voir sa liste : **1901**, p. 86) il reconnaît des corpuscules colorables et voisins du noyau, qu'il appelle des « *centrosomes* ». Il est à peine besoin de réfuter cette théorie, basée d'une part sur la croyance que jamais ces corps ne sont en plus grand nombre que deux dans un même Acinète (sauf dans les cas de bourgeonnement multiple : *Ephelota, Discophrya Lyngbyei* et *Podocyathus*) — d'autre part sur leur rôle prétendu pendant la « division mitotique » du noyau principal ; ils devraient se porter aux pôles de celui-ci, en jouant un rôle directeur. — Cette dernière erreur avait d'ailleurs été commise à propos d'un Cilié (*Kentrochona nebaliae*) par Rompel (**1894**), mais rectifiée depuis par Doflein (**1897**).

basal et dans les rameaux ascendants du corps protoplasmique. Souvent, ils sont groupés par paires, comme s'ils provenaient d'une division récente, ou même par « nids » localisés de huit ou dix, ou davantage. Chez *Dendrosomides paguri*, au contraire, j'en ai trouvé seulement trois à cinq en moyenne, toujours situés dans la région basale, dans le tiers et même le quart inférieur chez les individus vermiformes, et au-dessous du point de divergence des branches chez les exemplaires trifurqués (fig. LVII, p. 196 ; LVIII, p. 198 et C, p. 385).

Chez *Ophryodendron porcellanum* (individus proboscidiens), on rencontre de quinze à vingt micronucléi fusiformes à pôles aigus, orientés en tous sens autour du noyau principal rameux (fig. CII, p. 391). Il y en a seulement huit à dix, sphériques ou ovoïdes, et de dimensions bien moindres chez *Ophryodendron sertulariae* (fig. CIII *a*, *b*, *c*, p. 392) et je n'en ai rencontré qu'un seul dans la masse embryonnaire. MARTIN (**1909** *c*), chez *O. abietinum* n'a point réussi à les voir dans le corps des parents trop bourré d'inclusions, mais il en signale aussi (fig. 7, 8, 9, pl. XV) un seul chez les embryons.

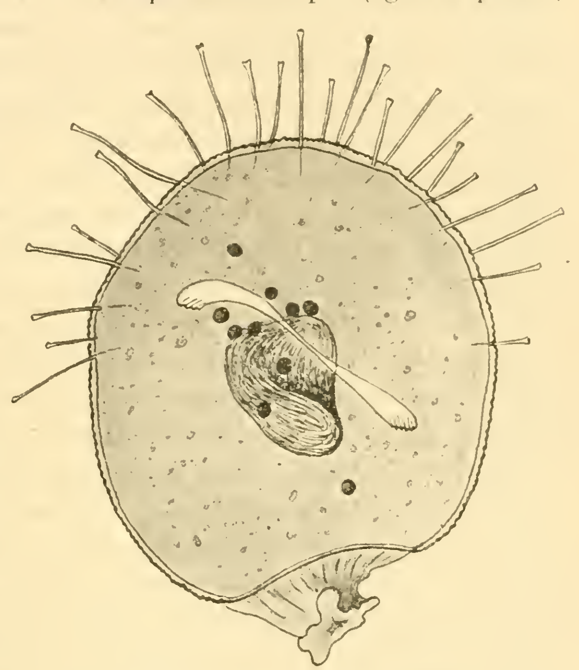


FIG. XV. *Discophrya acilii* n. sp. × **600**. Exemplaire en bourgeonnement ; cavité embryonnaire formant une fente oblique ; macronucléus fibreux condensé ; 10 micronucléi sont visibles (vert de méthyle).

Enfin, *Ephelota gemmipara* renferme un très grand nombre de micronucléi ovoïdes très petits (jusqu'à 30 ou 35 pour un grand exemplaire) et ce sont certainement bien eux qu'avait aperçus MAUPAS (**1881**, p. 360) sans oser l'affirmer. Ils sont ordinairement répartis au hasard dans l'étendue entière du corps protoplasmique, mais au moment du bourgeonnement, ils se groupent plus ou moins vers la face apicale (fig. XLII, p. 160) et trois d'entre eux au moins passent dans chacun des embryons (fig. XLIII, p. 161 et XLIV, p. 162).

2° Structure au repos.

A l'état de repos complet, tout micronucléus d'Acinète apparaît (au moins sur des préparations convenablement traitées et avec un très fort grossissement) comme composé d'un globule chromatique central, d'un espace clair périphérique et enfin d'une membrane (fig. 55, 56, 57, et 75, pl. IV ; fig. 103, 109 et 110, pl. VI).

La membrane est toujours ferme et à contour bien net, d'une existence incontestable. Par contre la zone claire a reçu selon les auteurs deux interprétations diverses : ou bien, elle correspond à une structure réelle et représente soit la substance achromatique (linine), soit le suc nucléaire (voir MAUPAS **1889**, pour les Infusoires ciliés) ; ou bien, elle est un artefact, causé par rétraction de la substance interne sous l'influence des réactifs. Cette dernière théorie est soutenue formellement par HICKSON et WADSWORTH (**1909**) pour *Dendrocometes* et pour *Dendrosoma*, probablement aussi d'une manière générale. Etant donné d'une part que la zone périphérique ne se colore jamais par aucun réactif et d'autre part qu'elle ne semble avoir été vue par aucun observateur *in vivo* (je ne parle point des isolements dans l'eau qui peuvent causer la rétraction), je me rangerais volontiers à l'avis des deux auteurs anglais.

Quant à la substance centrale, elle se montre d'ordinaire tout à fait homogène (cette apparence est due à son extrême condensation), ou parfois laisse entrevoir des granules de taille diverse et plus ou moins nombreux, avec ou sans travées d'union allant à la membrane (voir KEPPEN **1888**, fig. 11, 29 et 46 ; HICKSON et WADSWORTH, **1909**, fig. 22, 23 et mes fig. 3, 4, 5, 7, pl. I ; 79 et 96, pl. V). Sans doute cette masse résulte d'un mélange assez intime (juxtaposition ou fusion ?) d'éléments achromatiques et d'éléments chromatiques vrais. Elle se colore intensément par le carmin et l'hématoxyline ferrique, mais par le mélange de Biondi ou celui au Kresylblau-fuschine-orange, elle prend une couleur *violet-rouge*, ou même parfois rouge vif (voir les fig. de la pl. V) bien différente du ton bleu ou vert franc des sphérules chromatiques du macronucléus (1).

(1) Des colorations similaires ont été constatées déjà, pour le micronucléus des Ciliés par PRENANT (**1906**, p. 141, fig. 145) à l'aide de la coloration triple par Safranine-gentiane-orange ; par LŒWENTHAL (**1908**-, p. 119) avec le Giemsa employé sur des coupes ; enfin par STAUFFACHER (**1910**, p. 36) avec la méthode de Biondi. KAZANZEFF au contraire, chez *Loxodes rostrum* (**1910**, p. 83) obtient, avec un certain mélange de vert de méthyle et de fuschine acide, les *macronuclei* en rouge, les *micronuclei* en vert ; mais c'est là, comme l'auteur le remarque, un résultat très isolé qu'on n'obtient pas de même sur d'autres Infusoires. Le Biondi par contre est constant dans ses indications, d'après mes propres expériences.

3º Structure pendant la division.

Keppen le premier réussit (1888, fig. 50 et 51), sur des *Acineta papillifera* conjugués, à observer comme des fuseaux très pâles, finement striés en long, les figures de division des micronucléi. Maupas (1889, p. 385) les a revus souvent en étudiant des couples de *Tokophrya cyclopum* et de *Podophrya fixa*, mais n'a point publié les dessins s'y rapportant. Dangeard (1890) représente chez *Metacineta mystacina*, à une échelle malheureusement trop faible, des micronucléi récemment dédoublés, mais ne fournit aucune indication sur la mitose elle-même.

D'après Sand (1901, p. 86-87) le micronucléus des Suceurs (« *centrosome* » selon sa théorie) « *est absolument homogène à l'état de repos comme lors de sa division* ». Il se divise par étranglement « en deux sphères accolées », lesquelles « s'éloignent ensuite pour se placer aux deux pôles du nucléus » (macronucléus). Cette description suffit pour qu'on puisse hardiment affirmer que l'auteur n'a jamais observé au cours de ses recherches un fuseau micronucléaire authentique.

Au contraire Prowazek (1902, fig. 2), en représente un exactement chez un exemplaire brévistyle d'*Acineta tuberosa ;* mais il faut arriver aux deux très importants mémoires de Hickson et Wadsworth (1902 et 1909) sur *Dendrocometes* et sur *Dendrosoma* pour rencontrer une description vraiment complète des divers stades de la mitose. Pour le premier de ces deux genres, il est question exclusivement des divisions qui ont lieu au cours de la conjugaison ; pour le deuxième, exclusivement des divisions végétatives, qui peuvent d'ailleurs ou non coïncider avec le bourgeonnement. La marche du processus diffère assez notablement dans l'un et l'autre genres ; mais ne pouvant insister ici sur ces détails, je me contente de renvoyer au texte et aux figures des deux travaux cités.

Personnellement, j'ai observé la division végétative du micronucléus au début du bourgeonnement chez *Tokophrya cyclopum*, *T. infusionum*, *T. quadripartita*, chez *Choanophrya infundibulifera* (fig. 75, pl. IV), chez *Paracineta patula* et aussi chez *Pseudogemma Fraiponti* (fig. 58, pl. IV) ; de même, au cours de la division fissipare, chez *Hypocoma ascidiarum* (fig. cxi *c*, *d*, p. 421).

Le seul détail cytologique valant la peine d'être noté est la présence constante de la structure fibreuse, sans aucune trace de chromosomes distincts, ni même d'aucun élément chromatique colorable électivement par l'hématoxyline ferrique. Il en est de même aussi pour les mitoses

observées pendant la conjugaison chez *Acineta papillifera,* où je n'ai guère obtenu de figures plus satisfaisantes que celles de KEPPEN (1888) et de MARTIN (1909 *a*) : (voir ma fig. 71, pl. IV).

Chez *Tokophrya cyclopum* où j'ai vu très fréquemment les première et deuxième mitoses précédant la copulation (fig. 79 à 83, pl. IV) je n'ai pu constater autre chose que le gonflement énorme du noyau à la *prophase,* coïncidant avec la naissance d'un réseau alvéolaire, avec granules oxychromatiques aux points nodaux (toujours aucun élément basophile observable : fig. 80-81). Plus tard, ce réseau se déploie avec étirement des mailles (alvéoles), en un fuseau fibrillaire biconique d'où tout granule a disparu : c'est le stade de *métaphase* (fig. 83). Enfin, en *télophase* (fig. 82), les deux extrémités sont renflées comme les sphères d'une haltère, et, la tension ayant cessé, les mailles polygonales reparaissent, sauf cependant dans la région moyenne amincie en un tube connectif très pâle et probablement formé par la membrane seule.

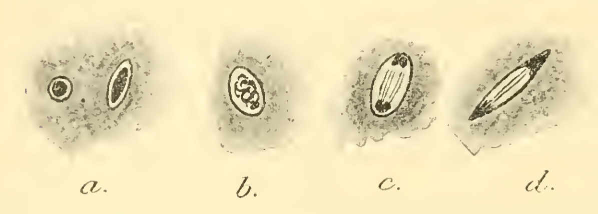


FIG. XVI. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG). Mitoses végétatives du micronucléus ; *a*, stade de repos (face et profil) ; *b*, prophase avec spirême sidérophile ; *c*, anaphase avec masses polaires compactes ; *d*, télophase (× 2000).

Chez *Ephelota gemmipara* les mitoses qui se produisent pendant le cours du développement végétatif sont toujours fort petites et je les connais trop peu encore pour pouvoir les décrire (voir fig. XVI *b*, *c*, *d*). Par contre, j'ai pu observer à loisir, chez ce même Acinétien, tous les stades successifs des mitoses de conjugaison (numérotés de 1 à 12 sur les fig. 51-52, pl. III). Après une prophase subsphérique (1 et 2) à réseau bien distinct et granules basichromatiques uniformément répartis, le noyau s'étire en ellipsoïde (3 et 4), puis devient fusiforme, avec fibrilles différenciées de mieux en mieux par résorption des anastomoses transverses (5, 6, 7), tandis que les granules (ayant sans doute valeur de *chromomères*) s'ordonnent en files moniliformes vers la région équatoriale sans jamais se fusionner en *chromosomes* compacts. Après ce stade peu prononcé de « plaque équatoriale », le fuseau s'allonge encore et souvent s'incurve (8). La chromatine reflue vers les pôles qui se renflent et déserte en même temps toute la région moyenne étirée en tube connectif, où ne subsistent plus que les fibrilles achromatiques (9, 10). Aux derniers stades enfin, quand le noyau a pris la forme typique en haltère, toutes

ces fibrilles s'unissent en un cordon axial (11-12) traversant le connectif. Le réticulum est alors pleinement rétabli aux pôles qui donneront les noyaux fils. Je n'ai point rencontré d'image de leur libération.

Dans les noyaux gamètes (fig. 53 *a* et *b*), on ne distingue rien autre chose qu'une masse fibrillaire, sans granules chromatiques définis. Leur forme biconique semblerait indiquer pourtant qu'ils sont à un stade de mitose. Le même fait se présente aussi chez les Vorticellides (ENRIQUES 1907), et également chez un Cilié astome : *Anoplophrya* (*Collinia*) *branchiarum* (COLLIN, 1909) comme chez les Paramécies.

CHAPITRE III

FORMATIONS CUTICULAIRES ANNEXES

Il m'a semblé avantageux de réunir sous ce nom, pour en faire une étude séparée, les formations cuticulaires diverses qui peuvent s'ajouter au corps protoplasmique, chez certains Acinètes, soit pour jouer le rôle d'*appareil de fixation* (tels le style et la plaque basale), soit pour servir d'*enveloppes protectrices* (telles les loges et les coques, ou les revêtements gélatineux). En mettant peut-être à part cette dernière catégorie, dont l'origine reste douteuse, on doit actuellement considérer comme démontré que toutes ces formations sont, au point de vue morphologique, de simples dépendances du tégument, en sa partie la plus externe : la membrane pelliculaire.

Elles s'en distinguent cependant, d'une manière générale, par une consistance plus ferme et une résistance bien plus grande vis-à-vis des réactifs. C'est même pour cette raison (à cause du changement brusque de la nature de la membrane) que la zone de limite entre la pellicule du corps et celle du pédoncule constitue, chez les espèces non pourvues d'une loge, une ligne de rupture facile, avant comme après fixation. HERTWIG (1876) dit en particulier avoir pu constater d'une manière lamentable l'exactitude de cette remarque sur de riches peuplements d'*Ephelota gemmipara* qu'il rapportait de Helgoland, les ayant plongés dans des tubes pleins d'acide chromique dilué. A la suite des secousses répétées du voyage, presque tous les individus étaient tombés de leurs pédoncules, ceux-ci demeurant seuls fixés à la surface de l'Hydraire hôte. La même chose n'a jamais lieu quand le style se continue par une loge ou une coque.

Ces formations (style, loge et coque) sont très souvent considérées,

mais à tort probablement, comme étant constituées par une substance « chitineuse » (voir en particulier SAND **1901**, qui ne fournit à ce sujet aucune réaction tant soit peu démonstrative). D'après les travaux récents, il semble de plus en plus que les membranes d'enveloppe et organes de fixation d'apparence cuticulaire, chez les différents groupes de Protistes, résultent non pas d'une « sécrétion », comme on le croyait autrefois (MAUPAS **1881**, p. 344 et BÜTSCHLI **1887-89**, p. 1558 et p. 1881), mais de la transformation pure et simple, par « Kératinisation », d'une couche extérieure de plasma. C'est ce que KHAINSKY (**1910** *b*) a démontré nettement pour la coque des Arcelles. Des recherches chimiques très précises effectuées par différents auteurs et sur des matériaux divers, amènent nécessairement à conclure dans le même sens ; c'est ainsi que AWERINZEW (**1903** et **1906**) a montré que la coque des Foraminifères marins, de même que celle des Thalamophores d'eau douce, a pour substance fondamentale une membrane organique azotée, riche en soufre isolable, non attaquée par le suc digestif artificiel, mais soluble à chaud dans les alcalis. Cette substance, dit-il, « montre toutes les réactions des combinaisons albuminoïdes et, par ses propriétés, se rapproche de la Kératine » ; il propose de la désigner sous le nom de « pseudochitine ». SCHRÖDER (**1906** *a*) aboutit aux mêmes résultats pour le style si souvent prétendu « chitineux » des Vorticelliens coloniaux (*Campanella umbellaria*), ainsi que G. ENTZ *junior* (**1909**) pour la coque des Tintinnides.

J'ai répété ces réactions (toutes celles du moins qu'on peut tenter sans isolement préalable des objets à essayer) sur les styles, loges ou coques de beaucoup d'Acinètes et toujours les résultats ont été identiques à ceux qu'ont obtenus les trois auteurs cités. Je conclurai donc avec eux, et malgré que je n'aie pu faire la réaction sur lame d'argent pour mettre en évidence le soufre (ceci faute de matériel facilement accumulé), que la chitine véritable est encore inconnue chez les Protozoaires. La solubilité des formations énumérées dans les acides minéraux forts et les alcalis concentrés, sous l'influence de la chaleur, fournit à cet égard un diagnostic facile. MAUPAS déjà (**1881**) déclarait expressément que, chez *Paracineta limbata*, l'enveloppe gélifiée et aussi le pédoncule résistent à l'action de l'acide sulfurique et de la potasse à froid, mais se dissolvent à chaud dans ces mêmes réactifs. Ceci est important au point de vue de l'origine, du mode de formation et de la valeur morphologique des « appareils annexes (1) ».

(1) HERTWIG (1876) avait indiqué aussi des réactions semblables pour le style d'*Ephelota*.

§ I. — Appareil fixateur.

J'ai dit plus haut, au sujet de la symétrie (chap. I, p. 17), l'énorme prédominance des formes à vie fixée sur les formes à vie libre, dans le groupe des Acinètes ; de sorte que l'on peut affirmer, en parlant de ces organismes, avec presque autant d'exactitude que pour les Infusoires discotriches (Vorticellides *sensu lato*) que la fixation explique et domine toute leur morphologie.

Quelques genres, peu nombreux d'ailleurs (*Trichophrya, Lernæophrya, Dendrosoma, Hallezia* et *Rhyncheta*), plus deux ou trois *Ophryodendron* et une espèce d'*Ephelota*, semblent n'adhérer au support que par simple viscosité, ou peut être en faisant ventouse à l'aide de leur face ventrale élargie et parfois disciforme. Partout ailleurs, il existe un appareil cuticulaire différencié, soit une *plaque basale* isolée, soit un *style* proprement dit.

A. Plaque basale.

La plaque basale, sorte de ciment fixateur unissant l'Acinète avec son substratum, existe seule chez *Dendrocometes* et *Stylocometes* (Bütschli 1877 ; Plate 1886, 1888), puis chez *Solenophrya*, *Periacineta* et *Metacineta*, ces derniers genres étant pourvus d'une enveloppe cuticulaire directement fixée par sa face inférieure (voir fig. LIII, p. 187 et fig. XCI, p. 383). Partout ailleurs, elle coexiste avec un style plus ou moins long ; elle m'a paru jusqu'ici ne manquer chez aucune forme pédonculée.

Le premier, Hertwig (1876) découvrit à la base du pédicule d'*Ephelota gemmipara* une sorte d'empâtement discoïde, isolable du style par dissociation et très colorable au carmin. Sans raisons décisives, il le considéra comme une altération locale du périsarc de l'Hydraire hôte, sous l'influence de l'Acinète. Fraipont refit la même erreur (1877-78), tandis que Maupas, observant la cupule adhésive chez d'autres *Ephelota*, puis chez les *Acineta fœtida* et *Jolyi*, et chez *Paracineta limbata* (1881) en fit, comme plus tard Sand (1901, p. 45) un simple « élargissement basal », non distinct du pédicule qu'il continue directement. Ce dernier auteur écrit même (*loc. cit.*) : « *par les réactifs, cette cupule se colore comme le reste du pédicule* ». Pourtant, dans l'intervalle, Keppen (1888) pour *Acineta papillifera*, *A. tuberosa*, et *Ephelota gemmipara*, puis Ishikawa (1896) pour une espèce exotique (*Ephelota bütschliana*) confirmaient l'opinion d'Hertwig touchant la colorabilité spéciale du disque basilaire.

Depuis lors, SCHRÖDER (**1907**) chez *Thecacineta calix*, puis FILIPJEV (**1910**) chez *Tokophrya quadripartita*, l'ont décrit très exactement et j'ai moi-même fait remarquer (**1911**, p. 448 et fig. IV, VIII, XVIII et XX) la présence de la plaque basale chez *Discophrya elongata*, ainsi que son rôle tout spécial dans une race culturale de cette même espèce où elle sert de flotteur (1).

Comme l'a remarqué BÜTSCHLI pour *Dendrocometes*, la plaque basale subsiste fort longtemps après le départ ou la mort du corps protoplasmique, marquant ainsi la place qu'occupait l'animal. Il en est de même aussi pour les espèces pédonculées où la plaque reste seule adhérente au substratum, quand le style a disparu. Outre cette grande résistance vis-à-vis des agents de destruction divers, le ciment basal se caractérise aisément par ses réactions vis-à-vis des colorants : la méthode de Mann le colore en *rouge vif*, celle de Mallory en *orange*, le style lui-même étant *bleu* pur dans l'un et l'autre cas. Dans la coloration triple indiquée par Prenant, il absorbe l'éosine d'une façon très élective (fig. 72, pl. IV), non pas le vert lumière comme le font les cuticules et aussi les mucilages.

Une formation équivalente existe bien certainement chez tous les Infusoires fixés soit par un pédoncule rigide ou contractile, soit par une coque cuticulaire. SCHRÖDER (**1906** *b*) figure distinctement la « plaque basale » d'*Epistylis plicatilis*, sans lui donner de nom particulier ; de même aussi FAURÉ-FREMIET (**1905**) pour celle de *Campanella*. Je l'ai moi-même observée souvent, soit chez des *Opercularia*, soit chez *Zoothamnium* ou chez *Carchesium*, et ses réactions sont les mêmes que chez les Acinètes ; elle serait à rechercher encore au pied de la coque des Cothurnies et sa présence est signalée chez les Vaginicoles et les Folliculines (voir les citations dans BÜTSCHLI (**1887-89**, p. 1548).

B. — STYLE PROPREMENT DIT

1° Ses éléments constitutifs.

Le style des Acinètes, très semblable à celui des Vorticelliens rigides (du type « *Acontractilia* ») comme le remarque avec raison BÜTSCHLI (**1889**,

(1) La plaque basale provient, comme nous le verrons plus tard (chap. IV, p. 183) d'une sécrétion visqueuse émise au pôle de l'embryon, au moment même où il se fixe. Si cette fixation a lieu, comme c'est ici le cas, à la face libre d'un liquide, la gouttelette s'étale en un plateau concave et frangé sur les bords, tout à fait comme ferait dans les mêmes conditions une petite masse de collodion ou bien une goutte de stéarine. Son pouvoir comme *flotteur* repose uniquement sur ce fait qu'elle *n'est point mouillée par l'eau*. C'est là un caractère commun à la plupart des cuticules et qui fait que les petits animaux cuirassés (Ostracodes et Copépodes, Rotifères, etc.), une fois parvenus à la surface de l'eau d'un cristallisoir, ne peuvent plus y rentrer, incapables qu'ils sont de vaincre la tension superficielle énorme. (Voir en particulier DE BEAUCHAMP, **1909**, p. 92).

p. 1876), comprend, à son degré de plus haute complexité, trois éléments distincts : une *gaine cuticulaire*, servant d'enveloppe externe ; un *faisceau strié* squelettique, plein ou creux ; enfin une *substance axiale* qui n'existe évidemment que dans le cas d'un faisceau creux.

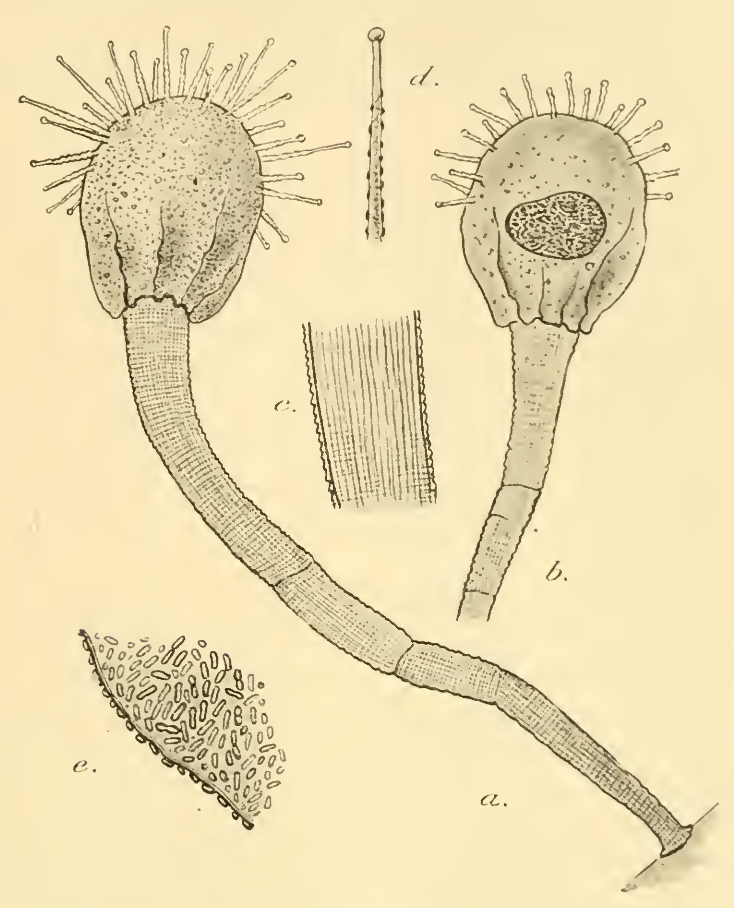


FIG. XVII. *Discophrya Lyngbyei* (CL. et L.). *a*, exemplaire adulte *in vivo* ; *b*, le même fixé et coloré (carmin boracique), montrant macronucléus et micronucléus, × 600 ; *c*, portion du style plus grossie et *d*, un suçoir également plus grossi (× 1200) avec rides superficielles donnant en coupe optique l'illusion de granules (« perles » de SAND) ; *e*, portion du tégument recouverte de Bactéries dont beaucoup en division (× 1500)

a. Gaine cuticulaire.— L'existence de la *gaine* ou enveloppe externe du style a été reconnue de bonne heure chez certaines formes favorables : *Discophrya Steinii* (STEIN 1854), *D. Lichtensteinii* (WRZESNIOWSKI 1877), *Ephelota gemmipara* (HERTWIG 1876). BÜTSCHLI et SAND l'admettent chez tous les Acinètes (1889) et (1901).

Ce dernier auteur suppose avec WRZESNIOWSKI (*loc. cit.*) qu'il y a con-

tinuité directe et identité de nature entre le tégument du corps et l'enveloppe du style ; en conséquence, il admet sur cette dernière aussi son « réseau de *perles* » et c'est à leurs rangées verticales et horizontales que serait due presque toujours la striation du style en long et en travers. Je crois au contraire pour ma part que de semblables « perles » n'existent dans aucun cas, et je montrerai plus loin que toutes les striations fines ont leur siège, soit dans le faisceau strié, soit dans la substance qui remplit l'intérieur de celui-ci.

Seules les rides grossières, à saillie bien accusée, doivent leur existence aux plissements qui affectent la gaine ; ainsi chez *Discophrya Steinii, D. astaci, D. cothurnata* (STEIN, **1854**), *D. interrupta* et *D. campanula* (SCHRÖDER **1907**) et parfois chez *Ephelota.* Chez deux autres espèces : *Discophrya Lyngbyei* (fig. XVII, p. 103) et *D. conipes* (MERESCHKOWSKY, **1879**), ces plissements sont remarquables par leur finesse relative et leur régularité, sans qu'il faille, je crois, l'attribuer, comme le fait trop ingénieusement l'auteur russe (pour la dernière espèce citée), « à l'alternance régulière des jours et des nuits » entraînant une croissance alternativement plus intense et plus faible et permettant d'évaluer « par le nombre des anneaux le nombre exact des jours qu'a vécus l'Infusoire ».

En dehors des traces de pliures provenant d'accident (on en voit deux ou trois sur les fig. XVII *a* et *b*), la plupart des ridements de la gaine pelliculaire me paraissent provenir du fait que celle-ci s'accroît souvent *plus rapidement que le faisceau strié* et se sépare de lui par places, se tassant en soufflet d'accordéon, comme ferait sur un bras maigre une manche trop longue. J'ai même observé une fois, chez un exemplaire bien vivant et normal par ailleurs de *Discophrya elongata* (fig. XVIII *a* et *b*, p. 105), un soulèvement à coup sûr pathologique de l'enveloppe du style, s'étendant environ aux deux tiers supérieurs de l'organe. La partie inférieure ne montrait que quelques rides transverses peu développées, situées exactement au point où, après une région basilaire étroite, le diamètre s'accroît soudain d'une façon considérable, autre caractère aberrant.

Vis-à-vis des réactifs, la gaine du style se comporte à la façon des cuticules ; elle se colore en bleu par la méthode de Mallory et la méthode de Mann, en vert par le Prenant, et se distingue aisément du faisceau squelettique en ce qu'elle est moins sidérophile.

b. Faisceau strié. — Le faisceau squelettique se compose de minces tigelles, peut-être tubulaires (?) et étroitement agglutinées ; dans un cas

cependant (voir *Choanophrya* : fig. XXIII *e*, p. 114), j'ai réussi leur isolement par la rupture du style, de même que FAURÉ-FREMIET l'avait fait avant moi (**1905** *a*, fig. 5, p. 214) chez le Vorticellien : *Campanella umbellaria*.

C'est l'ensemble de ces tigelles qui cause l'aspect de striation en long, placé à tort par BÜTSCHLI et par SAND (**1901**, p. 47) dans la « substance axiale ». HERTWIG seul avait eu raison en les localisant, du moins chez *Ephelota* (**1876**), dans la « couche corticale » sous-jacente à la pellicule.

Il est des faisceaux striés massifs, remplissant en entier l'intérieur de la gaine ; ainsi chez les *Discophrya*, *Rhynchophrya*, *Tokophrya*, chez certains *Acineta* (*A. tuberosa*, *A. constricta*) et *Paracineta* (*P. homari*, *P. crenata*), etc. Ce même cas est réalisé, parmi les Vorticelliens, pour les *Epistylis*, *Opercularia* et autres. Il est aussi des faisceaux tubulaires, comme celui de *Campanella* (SCHRÖDER, **1906** *a* ; FAURÉ-FREMIET **1905**) ; ainsi chez *Acineta papillifera* (fig. XLIX, *d*, p. 175), *Paracineta patula* et *Paracineta limbata* (fig. XXXVIII, p. 147), chez *Choanophrya infundibulifera* et chez toutes les *Ephelota* (fig. XX, p. 109 et fig. XXIII, p. 114).

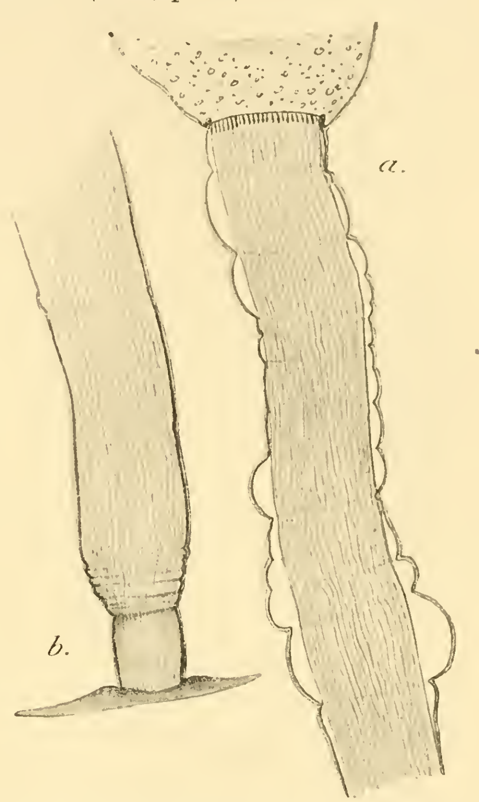


FIG. XVIII. *Discophrya elongata* (CL. et L.) *viv.*, (× 1250) ; *a*, région supérieure du style montrant la scopula, ainsi que le décollement local de la gaine ; *b*, région inférieure du style du même individu et plateau cémentaire (plaque basale).

Enfin chez quelques formes, je n'ai pu observer aucune trace de tigelles, soit à cause seulement de leur extrême ténuité, soit par le fait de leur absence qui paraît très probable. Ainsi chez les *Podophrya* (P. *fixa*, *P. Maupasii*) où déjà MAUPAS (**1881**) admettait cette structure, et chez *Paracineta livadiana* où SAND (**1901**, p. 47 et 50) reconnaît la non-striation, le pédicule serait formé aux dépens de la gaine seule, plus la substance axiale.

c. Substance axiale. — Quand la cavité du style est remplie d'une substance mucilagineuse amorphe, uniformément répartie, elle apparaît optiquement vide sans le secours des réactifs. Un procédé intéressant pour déceler les cavités des objets microscopiques est celui indiqûé par Hæckel (1862) à propos des spicules de cêrtains Radiolaires : imbibition successive par le carbonate de potasse, puis l'acide acétique ; si l'objet examiné est creux, aussitôt il s'injecte des bulles d'anhydride carbonique qui résultent de la réaction. Hertwig (1876) qui cite cette méthode ingénieuse, dit l'avoir appliquée en vain au style d'*Ephelota ;* je n'ai pas réussi davantage pour le style d'autres espèces à faisceau tubulaire, d'où je dois conclure avec lui à l'existence constante de la gelée axile.

Dans d'autres cas, le mucilage est visible *in vivo*, quand, par exemple, il n'occupe qu'incomplètement la cavité pédonculaire. Maupas dit en parlant du style très grêle de *Podophrya Maupasii* (1876, p. 412) : « Avec un fort grossissement, on distingue à l'intérieur un plasma très peu réfringent, distribué irrégulièrement à la surface de sa paroi et qui, en certains endroits, forme de petits amas obstruant complètement la lumière du calibre. Cette disposition rappelle assez bien l'aspect de certains myceliums de Moisissures ». (Voir fig. lxviii, p. 245).

A part le terme de « *plasma* » qui est ici impropre, comme l'a déjà remarqué Bütschli (1889, p. 1880), puisqu'il s'agit d'un *produit sécrété inerte, ne montrant pas trace de cyclose*, et non pas d'une substance vivante comme le croyait Maupas, cette description s'applique également bien au style d'une espèce fort voisine : *Podophrya fixa*, (fig. lxvii, p. 242), dont la structure est identique.

Keppen (1888, p. 25) a trouvé chez certains exemplaires d'*Acineta papillifera* des accumulations de sphérules hyalines « qui finissent par se confondre en une masse continue », à l'intérieur du pédoncule. Il ne doute point que ce ne soient là des résidus alimentaires excrétés dans la loge et de là dans le style « *d'où, peut-être, en se diluant, le produit passerait même dans l'algue sur laquelle l'Acinète est fixé* ». C'est là une hypothèse absolument invraisemblable, étant donné d'une part que chez l'Acinète en question la cavité du style ne communique ni avec le dehors, ni avec l'intérieur de la loge, et d'autre part que les produits dits d'*excrétion* sont généralement insolubles à l'intérieur de l'organisme, toutes les fois qu'ils se présentent ainsi sous forme figurée.

Pour ma part, j'ai rencontré fréquemment cet aspect chez des espèces diverses à style creux (p. ex. fig. xlix *c*, p. 175) et le considère simple-

ment comme le résultat d'une altération de la substance axiale, tout d'abord homogène et continue, ensuite vacuolaire (peut-être chez les exemplaires âgés ?). MAUPAS (1881, p. 331 et fig. 13, pl. XX) et SAND (1901, p. 46 et fig. 5, Pl. XV) signalent cette même apparence après l'usage des réactifs, et aussi *in vivo*, chez une *Ephelota* et chez *A. tuberosa*.

Chez *Choanophrya*, à l'intérieur du faisceau strié tubulaire dont l'épaisseur varie beaucoup suivant les individus (fig. XXIII *a* et *c*, p. 114), la cavité étant parfois réduite à presque rien, on n'aperçoit d'abord qu'une gelée homogène amorphe ou vaguement fibrillaire. Un examen plus attentif, surtout après coloration par une solution aqueuse d'iodure de potassium iodé, démontre dans cette masse une fine structure alvéolaire, visible chez certains exemplaires seulement et tout à fait comparable, pour la forme des alvéoles, à celle que décrit SCHRÖDER (1906 *a* et *b*), pour les tigelles mêmes du faisceau squelettique, à la fois chez *Epistylis* et chez *Campanella*. Les dimensions sont toutefois beaucoup moindres, le diamètre transversal étant pour chaque file d'alvéoles d'environ 0,3 μ, tandis qu'il est pour chacune des tigelles (qui se projettent au-dessus, sur la fig. XXIII *e*) à peu près de 0,6 μ.

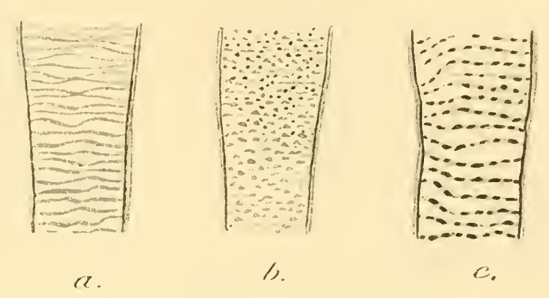


FIG. XIX. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG), × 1000. Région moyenne du style ; *a*, style adulte à lamelles devenues ondulées par l'action de l'alcool iodé ; *b*, style jeune à granules dispersés dans une substance amorphe ; *c*, style adulte à granules colorables groupés sur les lamelles ; *b* et *c*, après coloration double sur coupes au carmin boracique et picro indigocarmin (Méthode de R. Y. Cajal).

Enfin, *Ephelota gemmipara*, l'un des Acinétiens les plus hautement différenciés par l'ensemble de l'organisation, présente un style avec substance axiale très régulièrement statifiée et formée de couches alternantes d'inégale densité. FRAIPONT (1877-78) avait déjà reconnu cette structure, contrairement aux données antérieures d'HERTWIG (1876) qui croyait seulement à des diaphragmes annulaires rétrécissant la cavité. SAND (1901, p. 48, 49) est dans l'erreur la plus complète en localisant l'aspect de striation transverse dans la gaine pelliculaire et en tentant de l'expliquer par l'alternance des « rangs de perles » et des « espaces interperlaires » qui n'existent ni ici, ni ailleurs. J'ai précisé moi-même (1907) les notions sur ce point : les couches plus denses sont des *lamelles* qui cloisonnent de

part en part la cavité du style et qui, homogènes et planes *in vivo* (parce que bien tendues) se déforment et chevauchent dès que le style est rétracté par certains réactifs (chlorure de zinc iodé, alcool, etc.), ou même par la plupart des liquides fixateurs (voir fig. XIX *a*).

Sur les pédoncules jeunes, on n'observe point ces cloisons, mais un mucilage amorphe irrégulièrement semé de granules colorables à la fois par le carmin et l'hématoxyline ferrique (fig. XIX *b*). A mesure que la structure stratifiée s'établit, ces granules dont la nature m'est encore inconnue se concentrent dans les parties plus denses, et bientôt se trouvent répartis par triage mécanique exclusivement sur les cloisons (fig. XIX *c*). Il arrive quelquefois qu'un artefact heureux isolant la substance axiale, la rétracte sous la forme d'un cylindre irrégulier, au centre du manchon formé à la fois par la gaine et le faisceau strié ; l'image devient ainsi beaucoup plus instructive (fig. 47, pl. III).

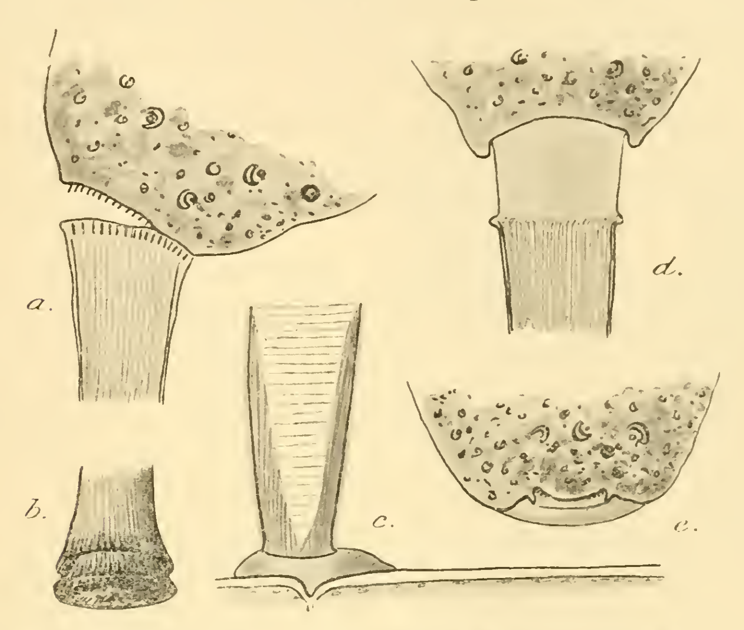
J'ai observé souvent une structure similaire à l'intérieur du pédoncule du kyste, chez *Podophrya fixa* (fig. 13 et 14, pl. I) et aussi, mais une seule fois, dans la gelée qui remplissait la coque, chez un jeune exemplaire du genre *Paracineta*, sans doute. *P. patula* (fig. XXIX, p. 128).

2° Origine et mode de croissance du style.

FAURÉ-FREMIET (**1904** *c*, **1905** *a*) a émis, au sujet des Vorticellides, cette très intéressante hypothèse que l'appareil fixateur dériverait ici, comme chez d'autres Infusoires (*Cyclidium*, *Strobilidium*, *Ancystrum*, etc.), d'une adaptation spéciale du système vibratile ; le faisceau strié du pédoncule serait tout à fait comparable à une « *cuticule striée à croissance indéfinie* », naissant sur une bordure en brosse du pôle basal, la « *scopula* », tandis que la gaine amorphe qui l'entoure apparaît simplement sécrétée par un cercle de protoplasme périphérique, ou « *bourrelet périscopulien* ».

J'ai montré (**1907**) que cette même théorie s'applique de la façon la plus parfaite au style des Tentaculifères, qui prend naissance exactement comme le style des Vorticellides et s'accroît en longueur par le même processus. FAURÉ-FREMIET (**1910** *b*, p. 45) confirme ainsi mon opinion touchant la « *scopula* » des Infusoires suceurs : « J'ai souvent eu, dit-il, l'occasion de l'observer moi-même, mais je n'ai pas coloré les corpuscules basaux qui semblent exister à l'origine des bâtonnets. Ces bâtonnets sont particulièrement visibles chez les embryons de *Podophrya* (lisez *Ephelota*) *gemmipara*, prêts à se fixer ».

Sans avoir réussi pour ma part, faute peut-être d'occasions particulièrement favorables, à discerner la *scopula* au pôle basal des embryons, au moins chez *Ephelota* (voir mes figures 99 à 102, pl. VI), je ne doute en aucune façon de son existence effective et j'admets simplement qu'elle a du m'échapper. En tous cas, chez l'adulte, on l'observe *in vivo* sans grande difficulté ; en détachant le style du corps protoplasmique par pression ménagée (fig. XX *a*, p. 109), on fait sortir les poils de la brosse hors de la



FIGG. XX. *Ephalota gemmipara* (HERTWIG), × 1000. *a*, exemplaire détaché de son style montrant les poils de la scopula et leur logette en creux au sommet des tigelles squelettiques ; *b*, base de pédoncule avec double cupule élargie ; *c*, base d'un autre pédoncule avec plaque cémentaire moulée sur le support (rameau d'Algues) ; *d*, sommet de style anormal, avec faisceau strié brusquement interrompu : *e*, coupe optique médiane du pôle basal d'un exemplaire détaché de son style, mettant en évidence le « bourrelet périscopulien ».

cavité qui contient chacun d'eux au sommet du faisceau strié et ils apparaissent comme de fins prolongements de nature protoplasmique, longs d'environ 1 μ,5 à 2 μ et très facilement altérables. Je les ai représentés aussi, à la naissance du style, chez des individus intacts de diverses autres espèces : *Discophrya elongata* (1) (fig. XVIII, p. 105) *Tokophrya quadripartita* et *Tokophrya cyclopum* (fig. X *a* et *b*, p. 71) également *in vivo*.

Sur les préparations fixées, jamais je n'ai réussi encore à démontrer en cet endroit, ni grains basaux, ni plaque basale, comme on l'obtient

(1) J'ai rencontré souvent, chez les exemplaires astyles de cette même forme (COLLIN, 1911) l'appareil fixateur réduit à la scopula. C'est alors l'équivalent du stade réalisé chez les Vorticellides du genre *Scyphidia*.

si facilement chez certains Vorticellides, entre autres les *Opercularia* des Dytiques et des Hydrophiles. Faut-il l'attribuer à l'extrême délicatesse des tigelles squelettiques (donc de la *scopula*) chez la plupart des Acinètes, ou encore à l'imperfection des méthodes techniques employées ? L'un et l'autre est possible, mais non pas nécessaire : car, si l'on considère avec beaucoup de cytologistes (PRENANT, GURWITSCH, etc.), que la bordure en brosse est une *bordure ciliaire devenue immobile et figée par régression*, rien ne s'oppose à ce qu'elle puisse (au moins dans certains cas) perdre également ses différenciations basilaires, quel que soit leur rôle effectif d'ailleurs tant discuté : trophique, moteur ou de soutien.

Les divers modes de fonctionnement de la *scopula*, selon les formes considérées, permettent de comprendre aisément toutes les particularités de forme et de structure que présente le pédoncule dans la série des Acinètes.

Chez les espèces à style massif, la *scopula* fonctionne dans sa totalité, pendant toute la durée du cycle évolutif. Quand le diamètre s'élargit progressivement de bas en haut, (par ex. fig. XCVI, p. 367) cet accroissement semble se faire par interposition de tigelles néoformées s'ajoutant aux anciennes (la *scopula* pouvant doubler ainsi le nombre de ses éléments), plutôt que par augmentation de calibre de chacune des tigelles ; la striation, en effet, reste aussi fine en haut qu'en bas.

Mais toutes les fois que le style est creux, la *scopula* dégénère de bonne heure en sa partie moyenne, devenant annulaire, et le centre ne sécrète plus qu'un mucilage amorphe qui sera la substance axiale. On suit parfaitement sur le pédoncule d'*Ephelota gemmipara*, les diverses étapes de cette dégradation par laquelle l'écorce striée s'amincit de plus en plus à mesure que le diamètre augmente et, presque massive à la base (c'est-à-dire au *début* de la période de sécrétion), ne forme plus en haut qu'un tube à paroi mince, composé d'un seul rang de tigelles squelettiques (voir fig. XX *a* et *c*, p. 109) (1).

La *scopula* peut même, à partir d'un certain niveau, cesser tout fonctionnement, et la gaine continue seule alors, à partir de ce point. J'ai déjà signalé (**1911**, p. 464 et fig. XXI, p. 462) que le fait se produit fréquemment en culture, comme indice dégénératif, chez *Discophrya Steinii*.

(1) Les très fines dentelures dessinées par HERTWIG (**1876**, fig. 7 *c*, Pl. I) à la base du pédoncule de ce même Acinète, comme servant à la fixation, et dont MAUPAS (**1881**, p. 334, en note), déclare « n'avoir vu aucune trace » chez tous les exemplaires observés par lui, représentant bien certainement l'extrémité inférieure des tigelles, sur un style violemment séparé de sa plaque adhésive. Quant à la forme « en bulbe » indiquée pour la base du style, elle est fort loin d'être constante. J'ai rencontré bien plus souvent l'élargissement cupuliforme que l'on connaît aussi chez d'autres Acinètes, et même une fois, sur un style anormal (fig. XX *b*), un *double pavillon*.

Je l'ai trouvé une fois aussi, chez une *Ephelota* (fig. XX *d*), mais comme il existait, au point où les tigelles se terminaient, une trace évidente de pliure, j'ai cru devoir conclure que la séparation d'avec la *scopula* résultait sans doute ici d'un accident subi, d'un choc probablement, la gaine seule conservant son adhérence au bourrelet périscopulien.

De deux espèces intéressantes étudiées récemment par O. SCHRÖDER (**1907**), l'une, *Discophrya campanula*, est pourvue d'un style assez grêle et cylindrique dans toute sa moitié inférieure que remplit en entier un faisceau strié massif ; la partie supérieure au contraire se dilate en une cloche évasée qui supporte le corps, mais le faisceau n'y pénètre point. Chez l'autre espèce, *Discophrya interrupta*, les tigelles n'existent plus que dans une courte zone basale (nommée *socle* par SCHRÖDER), la partie supérieure étant creuse en entier. Chez les très jeunes individus où la partie basale est seule encore formée, le style a donc même apparence que chez toute autre espèce du genre *Discophrya*.

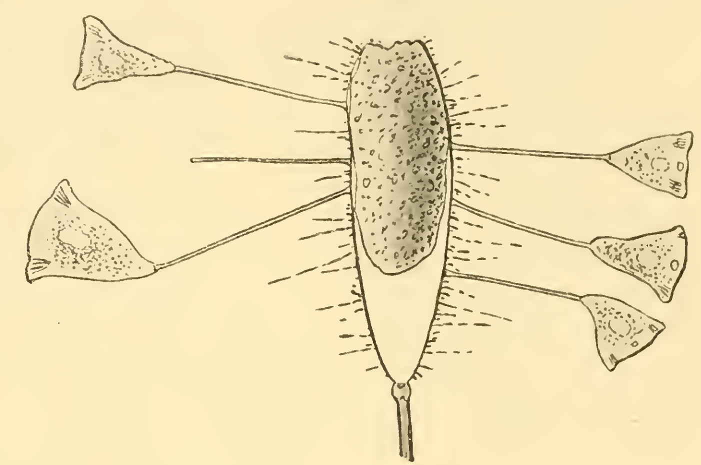


FIG. XXI. Six exemplaires de la race naine d'*Acineta tuberosa* (dont un réduit au pédoncule par la chute de la loge), fixés sur un *Acineta papillifera* KEPPEN, recouvert de Schizophytes : *viv*. (× 350).

Une structure similaire se rencontre parfois, à titre d'anomalie, chez *Discophrya cybistri* (fig. III *c*, p. 28) (1).

(1) Par suite du mécanisme qui donne naissance à la gaine, ainsi qu'aux tigelles squelettiques, la croissance du style en diamètre *après sa formation* est une chose inadmissible. Chacune de ses parties possède invariablement et d'emblée, à mesure qu'elle s'édifie, ses dimensions définitives ; si des observations contraires ont paru être faites, nous pouvons affirmer qu'elles reposent sur une erreur. SAND, par exemple, écrit (**1901**, p. 372) au sujet d'*Acineta tuberosa* : « Il semble que le calibre du pédicule de l'individu jeune soit plus faible que le calibre du pédicule de l'adulte. » Les quelques mensurations que j'ai pu opérer sur des exemplaires suivis à partir de l'embryon, et jusqu'à deux jours après la période de fixation ne confirment en rien ces données, comme on pouvait d'ailleurs le prévoir aisément. De ce que l'on rencontre souvent, pour une même espèce, des exemplaires de tailles diverses ayant dans une certaine mesure, un style d'épaisseur adaptée aux dimensions du corps, il n'y a, ce me semble, nulle raison d'en conclure que les moins développés d'entre eux sont nécessairement des « stades jeunes » capables d'égaler les plus grands parmi les autres, dans leur développement postérieur. Ils peuvent être tout aussi bien des individus nains et destinés à le rester. L'existence d'une semblable *race naine*, probablement hérédi-

C. Formations suprastylaires.

Quand la croissance est terminée, l'extrémité supérieure du style reste en contact permanent soit avec le pôle basal du corps protoplasmique, soit avec l'enveloppe protectrice (loge ou coque), si l'animal en possède une. Il apparaît en cet endroit, chez bon nombre d'espèces, des différenciations variées que l'on pourrait nommer des « structures de raccord », mais que j'ai préféré désigner du nom purement topographique de « *formations suprastylaires* ».

L'un des cas les plus simples est l'évasement soudain du sommet du pédoncule en forme de « rosette » (Filipjev **1910**), chez les *Tokophrya*. Comme l'auteur russe l'a remarqué pour *T. quadripartita* (voir fig. x *a* p. 71), et comme on peut le voir aussi chez d'autres espèces du genre (p. ex. *T. cyclopum :* fig. x *b*, et fig. xxv, p. 121, plus les fig. de la pl. V), cet élargissement terminal est causé par l'accroissement individuel du diamètre des tigelles qui se renflent en massue dans leur dernière partie formée. Il n'existe naturellement aucune trace de cette structure chez les très jeunes individus dont le style peut s'accroître encore en longueur. L'avantage évident d'une telle disposition est de fournir au corps une base d'appui plus large, par conséquent plus stable.

J'ai fait connaître (**1908**) chez *Tokophrya cyclopum* une structure beaucoup mieux adaptée encore à ce même rôle de sustentation et que je croyais alors commune à tous les grands « exemplaires adultes » de l'espèce en question. Ayant dû par la suite abandonner cette manière de voir inexacte, je désigne aujourd'hui comme var. *actinostyla* (*nov. var.*) l'ensemble des individus considérés, provenant tous d'ailleurs d'une seule et même station (1).

On aperçoit déjà, chez les très jeunes individus (fig. xxii *e*, p. 113) des tigelles squelettiques continuant à croître après que la croissance de la gaine a pris fin, et repoussant devant elles la matrice scopulienne qui se déprime en dôme. La cavité close de toutes parts qui est ainsi formée,

taire, me paraît presque établie pour *Acineta tuberosa* (fig. xxi, p. 111), *Paracineta homari* (fig. xxvii *c*, p. 124). *Ephelota gemmipara*, fig. lx *c*, p. 209 et lxv *c*, p. 234). Sand (**1901**, p. 51 et 388) avait déjà décrit, chez cette dernière espèce, des exemplaires pygmées à style « toujours très court » (variété *brevipes*) et en même temps très grêle, par rapport à celui des exemplaires de plus grande taille sur lesquels ils sont fixés. (Voir sa figure 8, Pl. xxii). J'en ai rencontré, pour ma part, d'autres pourvus d'un style relativement très long, malgré leurs dimensions réduites ; voir les figures citées) ; leur présence exclusive au milieu de peuplements nombreux d'*Ephelota gemmipara* normales ne permet guère de supposer non plus qu'il s'agisse là d'espèces distinctes et la même conclusion s'applique sans doute aussi aux *Ephelota microsoma* et *Thouleti*, dénommées par Maupas (**1881**), ainsi qu'à *l'E. pusilla* de von Koch (**1876**).

(1) Voir la partie systématique, p 332., au sujet de cette variété.

grandit avec les tigelles qui s'y épanouissent en une gerbe irradiée et s'élargit en même temps par leur écartement. La partie libre

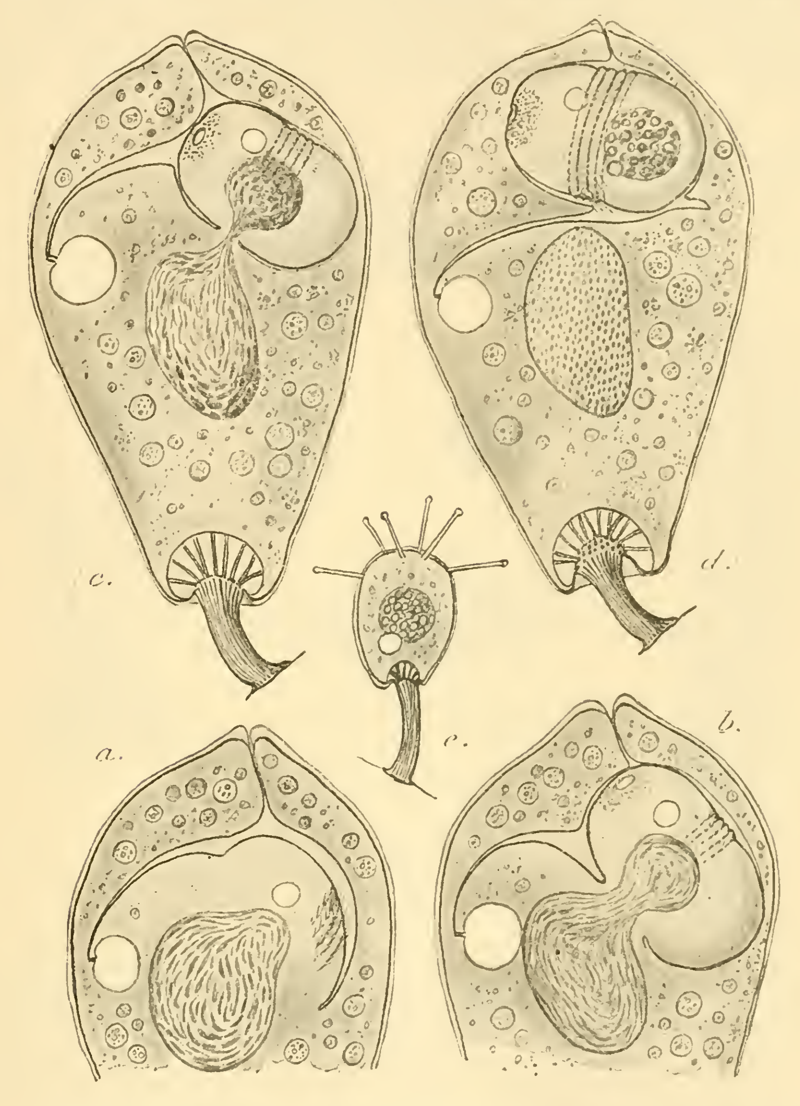


FIG. XXII. *Tokophrya cyclopum* (CL. et L.), var., *actinostyla* : *a*, *b*, *c*, *d*, stades successifs du bourgeonnement sur un seul et même exemplaire ; tentacules non représentées (× 1000) ; *e*, individu très jeune, montrant déjà les tigelles irradiées au sommet du pédoncule (× 750).

des baguettes peut atteindre environ 10 μ (fig. XXII *c*, *d*) (1). Une dépression circulaire se forme en même temps autour du pôle

(1) Ces figures représentent, pour la région basale, deux coupes optiques différentes en tant que mise au point : l'une (*c*) presque superficielle et l'autre (*d*) submédiane.

inférieur, sans doute par suite d'un affaissement invaginant la cuticule.

J'ai rencontré souvent une structure identique, chez *Choanophrya* (fig. XXIII *a*, p. 114) à cette seule différence près que le style étant creux, les tigelles semblent reposer directement sur la substance axiale ; ce n'est

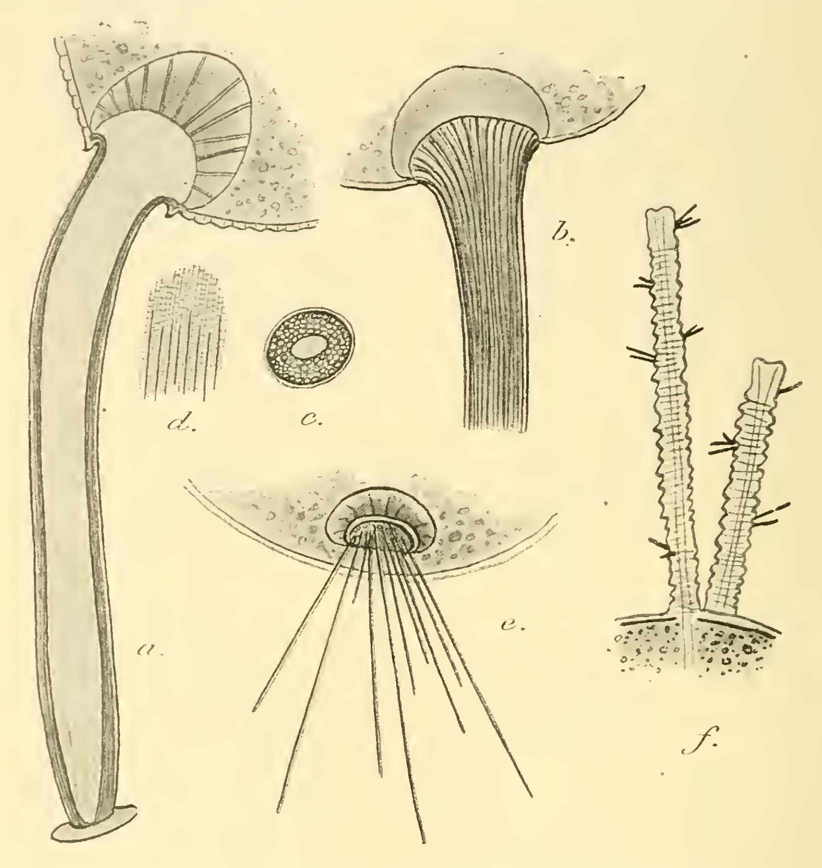


FIG. XXIII. *Choanophrya infundibulifera* HARTOG. *a*, style en coupe optique médiane, avec plaque cémentaire, gaine, faisceau strié tubulaire, substance axile d'aspect fibreux, et tigelles terminales irradiées dans une substance muqueuse ; *b*, autre stade, après disparition des tigelles irradiées ; bouchon muqueux compact au sommet du pédicule (mise au point sur la surface externe du faisceau squelettique) ; *c*, coupe optique transversale du style (× 1500) ; *d*, substance axiale alvéolaire très grossie et projection comparative (en bas) des tigelles squelettiques (ca. × 3000) ; *e*. tigelles squelettiques isolées par rupture du sommet du style (× 800) ; *f*, 2 suçoirs en contraction et bactéries fixées sur la couche pelliculaire (cf. p.) × 1000.

peut-être là qu'une simple apparence. En tous cas, cette formation est ici transitoire : les baguettes radiantes se résorbent bientôt et l'ensemble se fond en un bouchon muqueux amorphe, occupant la cavité (fig. XXIII *b*, et fig. 10, pl. I). La consistance gélatineuse peut en être aisément démontrée par pression ou écrasement opéré *in vivo*. Chez les individus dont la

croissance est terminée, on observe à sa place une sorte de plateau très ferme (parfois même craquelé à la face inférieure, fig. XXIII *e*, p. 114 et fig. LI *b*, p. 184) ; c'est le *disque suprastylaire* caractéristique de l'adulte, seul stade décrit et figuré par ZENKER (1866) et HARTOG (1902).

Sa forme, en coupe optique verticale, est exactement celle du chapeau d'un champignon (Agaric ou Coprin) dont le style serait le pied. Cette curieuse ressemblance est encore accusée par la présence fréquente, au point d'union, d'un rebord ou anneau qui équivaut à la « rosette » du genre *Tokophrya* (fig. XLVII. p. 169).

Lorsqu'il existe une enveloppe protectrice, loge ou coque, il est rare que le style continue d'adhérer au corps protoplasmique comme chez les formes nues ; [voir cependant *Acineta tuberosa* (fig. LXXXII, p. 338), *Thecacineta cothurnioïdes* (fig. LXXXIX, p. 350, *Acinetopsis campanuliformis* (fig. XCIII, p. 357) etc.] Le plus souvent, il ne reste en contact qu'avec la loge elle-même, par suite du détachement du pôle basal du corps, et par conséquent cesse de croître dès que celle-ci est formée. C'est ce qu'a fort bien reconnu SAND (1901, p. 50), malgré qu'il ait eu tort d'en faire une loi sans exception, puisqu'il peut y avoir loge sans détachement du corps vis-à-vis du pédoncule.

Quant au faisceau strié, il se comporte, selon les cas, de deux façons fort différentes : ou bien il se sépare d'un coup d'avec la *scopula* et toutes ses fibrilles composantes s'arrêtent au même niveau à l'entrée de la loge (ainsi chez *Acineta constricta*, fig. LXXXVIII, p. 346) ; ou au contraire l'adhérence se maintient davantage pour les tigelles périphériques, qui continuent à croître pendant un certain temps, formant un pinceau divergent à l'intérieur de l'enveloppe. Cette pénétration des fibrilles dans la cavité loculaire, dont elles suivent en général étroitement la paroi, a été clairement décrite et figurée par SAND (1901, p. 47; fig. 1 et 3, pl. XIV et fig. 5, pl. XVI) pour *Paracineta divisa* (= *patula* ?) et *Podocyathus diadema*. Elle existe au même degré, mais d'une façon plus inconstante, chez *Paracineta homari* et *Paracineta crenata* (comparer les figures II *a* et *c*, p, 26, XXVI, p. 123 et XXVII *a*, *b*, *d*, *e*, p. 124) ; enfin, cette fois invariablement, chez *Acineta papillifera*, où KEPPEN (1888, p. 7), avait aperçu les fibrilles sans bien comprendre leur origine.

De plus, une structure toute spéciale existe chez trois ou quatre espèces, au point précis d'union du style avec la loge, assurant leur mobilité, telle une surface articulaire. Naturellement cette différenciation

ne s'effectue jamais que sur les exemplaires adultes, où le style a conquis sa longueur définitive.

Chez *Paracineta patula*, l'appareil de flexion consiste dans un segment très aminci, déjà décrit par les auteurs (voir Sand, **1901**, p. 284 et fig. 10, pl. XV) et qu'en raison de sa colorabilité (fig. 54, pl. IV), je crois devoir considérer comme résultant d'une *zone de gélification survenue secondairement, sur le style déjà formé.* La substance ramollie semble s'être affaisée en oblitérant la cavité interne, tout comme cela a lieu pour un mince tube de verre qu'on chaufferait au brûleur à gaz en un point défini.

Chez *Podocyathus diadema* où le pouvoir oscillant de la loge sur le style est également très remarquable, la constriction n'atteint que le faisceau strié, non la gaine (Sand **1901**, fig. 5, pl. XVI). Bien que nous ne connaissions point d'une manière suffisante, par la courte description d'Imhof (**1884**), la structure fine du renflement sphérulaire qui s'interpose entre le sommet du style et la base de la loge, chez son « *Acineta* » (*Paracineta* ?) *elegans*, commensal des Cladocères, il est permis de supposer qu'il s'agit, dans ce cas aussi, d'une particularité augmentant l'amplitude des déplacements passifs.

Un aspect tout semblable se retrouve en effet chez une forme marine beaucoup mieux étudiée, grâce aux recherches successives de Keppen (**1888**), puis Martin (**1901** *a*) : *Acineta papillifera.* Le premier des deux auteurs a fort correctement décrit la paire de « papilles » opposées qui se rencontrent au niveau du renflement du style et dont la présence est rappelée par le nom même de l'espèce. Mais la description qu'il donne de leur mode de formation m'a paru fort peu claire. D'après la combinaison des stades que j'ai moi-même pu rencontrer, voici comment je conçois l'ensemble du phénomène : sur l'animal très jeune, le style et la loge sont d'une seule venue et les fibrilles du faisceau squelettique se continuent de l'un à l'autre, sans aucune trace d'interruption ; puis un gonflement local survient qui distend sur une certaine longueur la paroi de la gaine, donnant ainsi naissance au court « *tube de raccord* » signalé par Martin. Au même point, le faisceau fibrillaire se détruit, et sa substance gélifiée, forme les deux papilles accolées tout d'abord étroitement l'une à l'autre (fig. XLIX *b*, p. 175), puis de plus en plus écartées (fig. XLIX *c*) à mesure que l'appareil atteint sa structure définitive.

Je me hâte d'ajouter que, faute d'occasion favorable, je n'ai pu suivre encore entièrement *in vivo* toute la série des phases de cette évolution ; mais je ne l'en considère pas moins comme étant à peu près certaine, d'une

part à cause du lien logique qu'elle seule permet d'établir entre les aspects constatés, d'autre part, à cause du rapprochement qui, par là-même, s'impose avec *Paracineta patula* et *Podocyathus diadema.*

§ II. — Enveloppes protectrices.

A. Loges et Coques.

Je désignerai sous ces deux noms, jusqu'ici confondus dans un usage commun, toutes les enveloppes membraneuses et d'une grande consistance qui, chez beaucoup d'Acinétiens, couvrent tout ou partie du corps protoplasmique, sans être toutefois en contact immédiat avec lui, comme est le tégument. Je propose cependant, pour plus de précision, de réserver le nom de « *coque* » aux enveloppes terminées supérieurement par un bord libre, ainsi que cela a lieu (parmi les Infusoires ciliés) chez les Cothurnies, Vaginicoles, Folliculines etc., et au contraire, celui de « *loge* » aux enveloppes qui se trouvent par en haut au contact de la face supérieure du corps, et continues avec celle-ci. Un tel cas est plus rare en dehors des Acinètes ; il ne se rencontre guère que dans le genre *Lagenophrys* parmi les Vorticellides, et chez quelques Tintinnides.

1° Présence et répartition.

Les *loges* sont de beaucoup les formations les plus communes, parmi les Tentaculifères, et leur présence caractérise les genres *Acineta*, *Periacineta*, *Acinetopsis*, *Tachyblaston*, *Paracineta* et *Podocyathus* (en tout 45 espèces connues) ; tandis que les *coques* n'existent que chez les *Thecacineta*, *Solenophrya*, *Metacineta* et *Urnula* (en tout 15 espèces). Il est remarquable que toutes les loges se rencontrent chez des espèces pourvues d'un pédoncule, sauf dans un genre unique : *Periacineta ;* tandis que toutes les coques sont sessiles, si l'on fait exception des *Thecacineta.* C'est là un fait de pur hasard, sans importance phylogénique.

Du reste, la distinction que j'ai cru devoir poser entre ces deux catégories d'enveloppes n'a d'existence réelle qu'au point de vue descriptif et de valeur qu'au stade adulte. Car, si l'on considère les stades du développement (voir *Metacineta mystacina*, chap. IV p. 185) et aussi, par comparaison, les phases initiales de la formation de l'enveloppe chez les Vaginicoles (Fauré-Fremiet **1904***e*), les Cothurnies (Stein **1854**, Iwanowsky **1909**) et divers Tintinnides (Entz **1885** et Schweyer **1905**), on constatera

sans peine que toutes les coques commencent par être d'abord des loges, et restent adhérentes au corps par leur bord supérieur, jusqu'à ce qu'elles aient enfin terminé leur croissance.

2° Forme extérieure.

La forme générale des loges et des coques est celle d'un cône à pointe orientée vers le bas, chez toutes les espèces ayant conservé la symétrie primitive monaxone, et celle d'un étui conique comprimé latéralement, chez les espèces dont le corps est devenu biradié.

Tantôt la loge n'abrite qu'une portion très minime du corps de l'Infusoire et se limite ainsi à son extrême base (*Paracineta limbata* et *P. vorticelloïdes*) ; tantôt elle le renferme au contraire en entier, ne laissant à nu, au sommet, qu'une surface étroite pour la sortie des tentacules (*Paracineta elegans* et *P. livadiana*) ; le même genre fournit du reste, entre ces cas extrêmes, toute la série des transitions (*P. Jorisi*, *P. patula* *P. crenata*, *P. homari*, etc.).

Chez les espèces nombreuses du genre *Acineta*, le corps est presque toujours inclus en entier dans la loge et l'on décrit celle-ci comme étant, selon les cas, « totalement ouverte » à la face apicale (*A. papillifera*, *A. ornata*, etc.) ou percée d'une « fente » unique (*A. emaciata*, *A. constricta*) ou encore d'un ou de plusieurs « trous », un pour chacun des faisceaux de suçoirs (*A. tuberosa*, *A. Jolyi*, *A. tripharetrata*). Mais, comme l'a remarqué Fraipont (cité et approuvé par Sand, **1901**, p. 40-41), de pareilles expressions sont, en un sens, fort inexactes, puisqu'il s'agit toujours d'orifices virtuels, formés par reploiement de la membrane pelliculaire, quand les faisceaux sont rétractés, et non de solutions réelles de continuité dans cette même membrane.

Cette structure est reconnaissable sur les figures 22, 23 et 33 (pl. II) et mieux encore sur une loge vidée d'*Acineta tuberosa* (fig. XXIV *a*, p. 119) après la destruction complète du corps de l'Infusoire. Au fond de chacune des poches coniques (lobes tentaculifères rétractés) dont la paroi s'est conservée intacte avec la loge proprement dite, on aperçoit une déchirure de forme irrégulière qui marque la limite peu nette entre le tégument putrescible entourant les suçoirs et celui, plus résistant, qui constitue les lobes.

Chez *Acineta papillifera*, la limite fictive de la loge est nettement marquée par une brusque différence d'élasticité des couches tégumentaires ; ce qui fait que la pellicule de la face apicale, plus mince (mais non pas

l'ectoplasme, lequel est rétractile) prend d'ordinaire sur coupes un aspect sillonné, dû à de très fines rides orientées frontalement (fig. 24, 25 et 38, pl. II).

Dans le genre *Periacineta*, en particulier chez *P. Buckei* (fig. XCII, p. 354) et chez *P. linguifera* (fig. XI *a* et *c*, p. 73 et fig. XCI *a* et *b*, p. 353 ; voir aussi les dessins de STEIN **1854**, pl. III, fig. 11 à 19), on a tout à fait l'impression que la loge se termine en haut par une fente effective, comme serait le bord libre d'un étui très aplati, et que par cette fente font saillie, à l'état d'extension, les deux lobes tentaculifères, ou même parfois la face apicale tout entière (fig. 11 et 12 de STEIN). Sur les coupes (fig. XI *b*) on se rend compte sans difficulté que le bord libre n'existe point et n'est qu'une illusion causée par un bourrelet saillant entourant la face apicale et formant en même temps la limite de la loge. La paroi de cette dernière est d'une épaisseur remarquable qui peut atteindre et dépasser 2μ, et persiste fort longtemps après la mort de l'Infusoire ; elle est alors ouverte en haut, comme une coque véritable et possède un bord libre (voir fig. XCI *c*, et STEIN **1854**, fig. 17, pl. II).

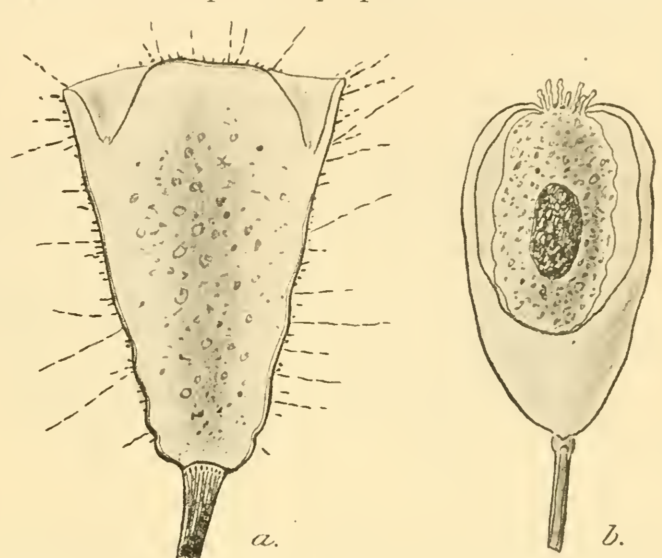


FIG. XXIV. *a*, loge vidée d'*Acineta tuberosa* EHRG. (var. *Fraiponti*), recouverte de schizophytes et laissant voir la pellicule invaginée des deux poches tentaculaires (× 750) ; *b*, *Acineta papillifera* KEPPEN, montrant le tégument ectoplasmique du corps isolé sous la loge, par macération (carmin acétique de Schneider, glycérine diluée) ; coupe optique sagittale (× 500).

Ce caractère se retrouve *in vivo* chez tous les genres pourvus normalement d'une coque, le corps n'adhérant à celle-ci, que par en bas et par ses faces latérales, sur une hauteur variable. L'orifice est circulaire ou elliptique, à rebord vertical, chez les *Solenophrya*, vertical également chez *Thecacineta cothurnioïdes* (fig. LXXXIX *a* et *b*, p. 350) ; il présente un

rebord évasé chez *Thecacineta calix* et *T. speciosa*, une sorte de goulot rétréci, puis dilaté, chez *T. solenophryaformis* (Sand **1901**, pl. I, fig. 4), enfin des lobes saillants, arrondis ou aigus, chez *T. Cattanei*, *T. tulipa* et *Metacineta mystacina*. Il est souvent triangulaire, ou encore irrégulier, dans le genre *Urnula* (1).

3° Constitution et structure fine.

La paroi de la loge, partout où cette formation existe, est toujours constituée par une membrane anhiste d'une certaine rigidité, continuant directement la pellicule du corps et se colorant comme elle par les méthodes cytologiques. Je ne reviendrai pas ici sur sa *nature chimique*, les diverses hypothèses émises ayant déjà été examinées plus haut (p. 100). Quant à son origine par décollement partiel de la couche tégumentaire, donc, en somme, par une sorte de *mue*, elle me semble établie, d'après les faits actuels, d'une manière indubitable.

Sand admettait à ce sujet une très curieuse distinction ; se fondant, ici comme ailleurs, sur l'existence des « *perles* », critérium essentiel selon lui, il écrit (**1901**, p. 37) :

« 1° Chez *Acineta* (= *Paracineta*) *livadiana*, la loge n'est pas perlée, elle est homogène et lisse ; c'est un produit de sécrétion, une coque, une *loge squelettique* ».

« 2° Chez tous les autres Tentaculifères, la loge est perlée et nous devons accepter dans son intégrité l'opinion de Fraipont, confirmée par nous en **1895** : c'est une *loge pelliculaire* ».

Une semblable mise à part de *Paracineta livadiana*, opposé à la totalité des autres espèces connues, semblera d'autant plus étrange que l'auteur lui-même indique (*ibid.* en note) « *n'avoir pu s'assurer de la présence des*

(1) Stein (**1867**, p. 107) donne, au sujet de l'unique espèce du genre (*U. epistylidis*), la description suivante : « Chez les individus complètement développés, la capsule est en forme d'ovoïde renversé, amincie et recourbée en bec à son point d'attache, rétrécie soudainement ou graduellement en col, à l'ouverture. *A l'orifice, la paroi de la coque se rabat vers l'intérieur et forme ainsi un court et large tube à paroi mince, qui se continue avec la pellicule du corps et tient celui-ci suspendu librement dans la capsule.* « Si ce dernier détail, dont les auteurs suivants (Sand, **1901**, Hickson et Wassworth, **1909**) ne font plus aucune mention, était reconnu exact, on devrait en conclure que l'enveloppe d'*Urnula* est une « loge » et non une « coque ». J'ai le regret de n'avoir point ici d'opinion personnelle, n'ayant jamais moi-même rencontré cette espèce, qui pourtant ne semble pas rare. J'ai eu l'occasion toutefois, d'observer récemment à Cette 3 ou 4 exemplaires vivants de *Thecacineta calix* et j'ai pu constater, qu'en réalité, chez cette forme (détail non décrit par O. Schröder **1907**), la membrane de la coque, après avoir formé les plis en accordéon qui font saillie vers l'extérieur, *se rabat en dedans, tapissant la face interne sans former aucun plissement et se continue ensuite avec le tégument du corps.* Le « bord libre » serait donc dans ce cas tout au moins, une simple apparence et la structure concorderait au fond avec celle des *Acineta* : le repli qui limite l'orifice virtuel résulte sans aucun doute d'une *descente du corps dans la loge*, chez l'animal néofixé ; descente semblable à celle qu'accomplit, au cours de sa métamorphose, la larve de *Metacineta* (voir p. 185 et fig. LII).

perles » chez *Urnula epistylis, Acineta parva* et *Solenophrya crassa.* La logique n'imposait-elle pas, dès lors, pour ces espèces aussi, et (d'une manière probable) également pour d'autres, une conclusion pareille ?

A défaut du critérium des « *perles* », qui est pour moi invérifiable (voir plus haut, p. 22), il est d'autres arguments d'une valeur plus convaincante : G. ENTZ (1902), au sujet d'*Acineta tripharetrata* et de *Tokophrya lemnarum*, a parfaitement montré comment, dans une seule et même espèce, il y a loge totale, partielle ou nulle, selon que le décollement

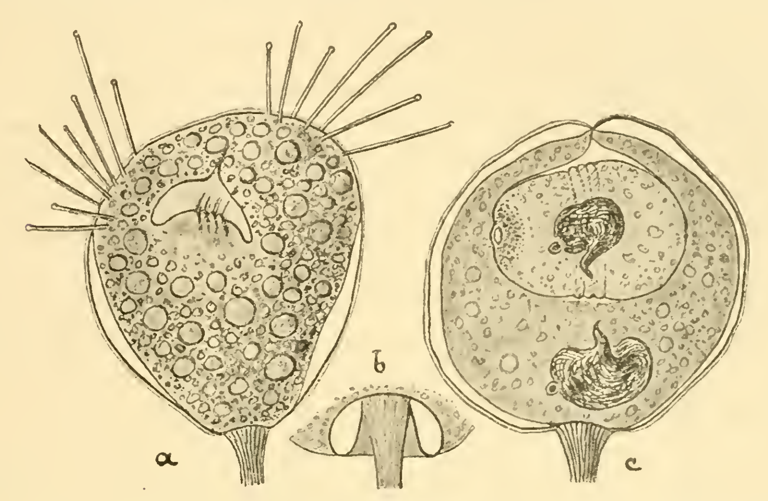


FIG. XXV. *Tokophrya cyclopum* (CL. et L.) ; *a*, décollement latéral du tégument chez un individu en voie de reproduction ; *b*, décollement coronaire tout autour du pôle basal ; c, isolement complet de la membrane pelliculaire, après macération ; *a* et *b*, *in vivo* (× 800) ; c, avec coloration par le vert de méthyle acétique, puis séjour prolongé dans la glycérine diluée ; le système nucléaire est mis en évidence dans le parent et l'embryon (× 1200).

tégumentaire est poussé plus ou moins loin (1). Il insiste à ce propos sur l'impossibilité matérielle où l'on est de marquer nettement les limites respectives des deux genres *Acineta* et *Tokophrya*, tels que les définit BÜTSCHLI (1889), le premier étant caractérisé par la présence d'une loge et le second par son absence. C'est là principalement pourquoi, dans la partie systématique, je me suis efforcé d'en préciser les diagnoses en les faisant porter sur d'autres caractères.

J'ai moi-même souvent rencontré, chez la forme la plus typique de

(1) La fig. 2, Pl. V, de G. ENTZ (*loc. cit.*) où le corps cytoplasmique est figuré *entièrement libre et flottant à l'intérieur de l'enveloppe*, et *détaché même des suçoirs*, ne saurait être considéré, ainsi que l'auteur déjà l'admet (p. 452), que comme un *artefact* produit par l'action du formol employé comme fixateur. D'un grand nombre d'aspects semblables que j'ai moi-même obtenus dans mes préparations traitées par la glycérine acétique, après une fixation légère (surtout chez des *Discophrya*), je puis conclure sans hésiter qu'il s'est produit ici aussi, par suite de la rétraction, rupture des tubes internes (prolongements des suçoirs) que l'auteur n'a point aperçus, mais qui existent certainement chez *A. tripharetrata*, comme chez tous les Acinètes.

Tokophrya cyclopum (sur *Cyclops quadricornis* et autres) un soulèvement localisé de la couche pelliculaire, soit sur les faces latérales, soit autour du pôle inférieur (fig. XXV *a* et *b*, p. 121). Chez la forme *actinostyla* de cette même espèce (voir plus haut, p. 112) l'espace en dôme où s'irradient les tigelles squelettiques émanées du pédoncule, ne représente-t-il pas lui aussi comme une loge rudimentaire ?

La limite inférieure de la loge n'est pas toujours mieux arrêtée (même comme conception théorique) vis-à-vis du sommet de la gaine membrabraneuse du style chez les espèces pédonculées. L'une et l'autre parties se confondent parfois à tel point que l'on se prend à hésiter sur la dénomination qui convient à leur égard. N'étaient les autres caractères qui indiquent d'une façon précise leurs affinités véritables, pourquoi ne mettrait-on point, par exemple, les *Discophrya campanula* et *interrupta* (voir plus haut, p. 111) parmi les autres espèces des genres *Acineta* ou *Paracineta*, en considérant comme une « loge » toute la partie supérieure creuse de l'appareil pédonculaire, et comme « style » proprement dit seulement la région basale que remplit un faisceau squelettique massif ? Il en serait de même de certains exemplaires de *Discophrya Steinii* à faisceau squelettique abortif (Collin **1911**, fig. XXI, p. 462), à cette différence près que, chez cette dernière espèce, la partie supérieure de la gaine ne s'évase jamais en une cupule servant d'abri à la région basale du corps, comme chez les deux précédentes (voir Schröder **1907**, pl. XXVII, fig. 6, 10, 11 et 15).

D'autre part, si l'on considère que le faisceau strié n'est pas un élément essentiel du pédoncule, mais qu'il le différencie néanmoins par rapport à la loge, dans les cas où il existe, pourquoi appelle-t-on déjà « loge » la partie dilatée de la gaine pédonculaire qui succède au style cylindrique, chez les *Acineta* et *Paracineta*, alors que bien souvent (voir plus haut, p. 115) les fibrilles squelettiques y pénètrent et s'y prolongent plus ou moins loin ? Toutes ces énigmes sont insolubles, en partant d'un point de vue purement morphologique. J'ai tenu à les rappeler ici, précisément parce qu'elles montrent jusqu'à quel point ces trois régions que l'on nomme : pellicule propre du corps, gaine pelliculaire du style et paroi de la loge, font partie d'un ensemble unique et indissoluble.

D'une manière assez fréquente, et comme la pellicule du style, la pellicule de la loge présente des séries de plissements ou des rides transversales plus ou moins accusées. La cause en est parfois aux contractions actives du corps protoplasmique, dans les cas où celui-ci demeure adhé-

rent par sa base à la base de la loge, par conséquent au pédoncule ; il en est ainsi par exemple chez *Acineta tuberosa* (au moins dans la forme type étudiée par Fraipont). Mais dans tous les autres cas, de beaucoup plus nombreux, où le corps se détache et flotte librement suspendu dans la cavité loculaire, touchant à la paroi par en haut seulement, on ne saurait invoquer la même explication. Les plis proviennent alors soit d'irrégularités temporaires dans la croissance de la membrane, au moment même où elle se forme, soit plutôt d'affaissements successifs qui ont lieu çà et là, ou encore périodiquement, avant qu'elle ait atteint sa structure définitive.

De tels plissements caractérisent *Paracineta crenata*, où ils sont développés d'une manière très inégale, non seulement suivant les stations diverses, mais aussi sur des exemplaires voisins, dans un même peuplement. J'ai rencontré deux ou trois fois, chez cette espèce aussi (parmi plusieurs milliers d'individus examinés) un large pli équatorial saillant, en forme d'anneau de Saturne non encore détaché (fig. xxvi). J'estime qu'une semblable structure ne saurait prendre naissance que par suite d'une poussée d'accroissement très vive, causée par l'ingestion d'une proie d'un volume anormal ; le segment néoformé se serait pour ainsi dire effondré sur lui-même en cours de durcissement (1).

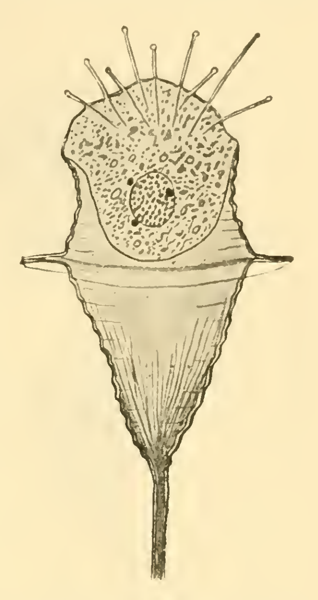


Fig. xxvi. *Paracineta crenata* (Fraipont) × 500. Exemplaire à loge anormale portant un large pli équatorial saillant ; fibrilles du faisceau stylaire pénétrant dans la loge (vert de méthyle acétique, glycérine).

Les mêmes ondulations se retrouvent, mais très atténuées, chez *Paracineta homari*, (fig. xxvii *a*, *b*, *d*, *e*), et au contraire exagérées chez *Paracineta ornata* (Sand **1901**, p. 43 et fig. 3 et 7, pl. XV), puis, avec un caractère

(1) D'après Sand (**1901**, p. 350 et fig. 2, 6, 7, 8, Pl. IX) la paroi de la loge serait ici « assez épaisse » et *lisse intérieurement*, la sculpture étant seulement sur la face extérieure ; cette disposition indiquée par Sand ne m'a paru réalisée que d'une manière exceptionnelle et chez une variété spéciale, qui est sans doute la seule que l'auteur belge ait rencontrée. A cause de l'épaisseur, en effet considérable, des parois loculaires, je désignerai cette forme comme variété *pachytheca* (Voir fig. cvi, p. 406). A un examen attentif, on se rend compte toutefois que la pellicule de la loge est, ici comme ailleurs, *simplement ondulée et partout d'égale épaisseur*, de sorte que chaque saillie sur une des faces répond à une dépression sur l'autre et *vice versa*. — Mais cette structure est masquée, chez la forme *pachytheca*, par une couche de gelée tapissant la face interne. C'est à ce fait que Sand a voulu faire allusion, sans doute, quand il dit (p. 42) que, chez *P. crenata*, la couche extérieure de la gelée qui remplit la loge « peut renforcer la pellicule ». Je ne connais cette variété que par une quinzaine d'exemplaires d'âges divers, rencontrés à Roscoff sur *Campanularia angulata*, presque en face du laboratoire ; elle m'a paru manquer à Cette.

tout spécial, chez *Podocythus diadema*. La loge de cette dernière espèce a déjà été décrite d'une manière satisfaisante par S. KENT (1880-82) et par SAND (1901, p. 390) ; j'ai néanmoins représenté (fig. CVIII *a, b, c*, p. 416) quelques types qui montrent bien : d'une part un bourrelet très comparable à celui de la figure XXVI pour *Paracineta crenata*, mais à l'état non écrasé ; d'autre part, les diverses phases de la

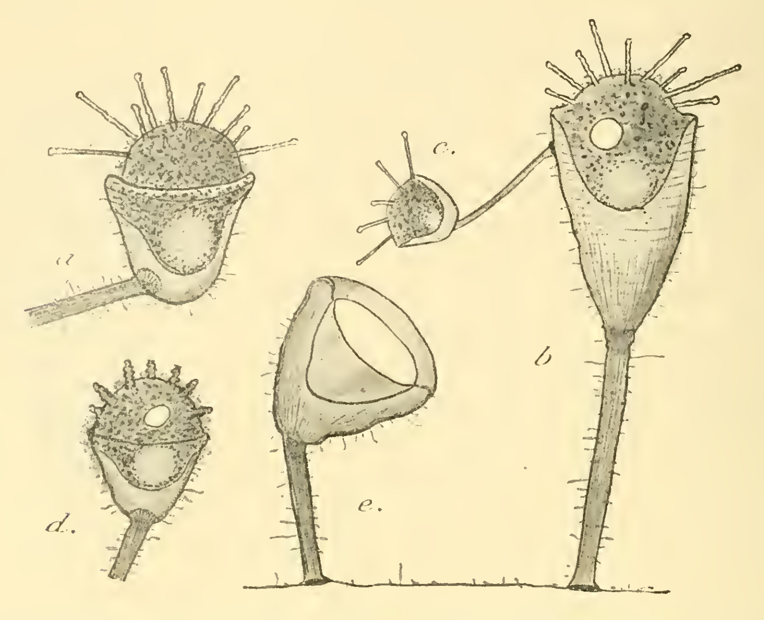


FIG. XXVII. *Paracineta homari* (SAND), × 500. *a*, exemplaire anormal avec insertion excentrique de la loge sur le pédicule, noyau vu par transparence (*in vivo*) ; *b*, grand exemplaire avec fibrilles stylaires revêtant la paroi intérieure de la loge ; *c*, individu de race naine, fixé sur le précédent ; *d*, exemplaire à tentacules très contractés, rappelant beaucoup l'aspect d' « *Actinocyathus cidaris* » KENT ; *e*, loge vidée montrant bien le plancher de la loge.

descente progressive du corps dans la loge, à mesure que celle-ci s'affaisse.

Chez *Acineta papillifera* dont la loge est toujours décrite comme absolument lisse (KEPPEN 1888 et MARTIN 1909 *a*) j'ai observé parfois, tantôt de fines rides transversales régulières plissant la loge sur toute son étendue (fig. XXVIII *c* et *d*, p. 126), tantôt des plis en accordéon moins nombreux, ne formant qu'une ceinture locale (fig. XXVIII *b*) ; mais, ce sont là, chez cette espèce, des ornements exceptionnels, expliquables sans doute (au point de vue mécanique) comme ceux des formes précédentes, par tassement survenu pendant la période jeune où la loge est très malléable.

4° Substance axiale, plancher de la loge et pellicule interne.

Déjà Fraipont (1877-78) et Bütschli (1889, p. 1884) admettaient la présence, à l'intérieur de la loge, d'une substance gélatineuse amorphe prolongeant la substance axiale (*Marksubstanz*) du pédoncule. Sand partage cette conception (1901, p. 42) en lui attribuant une portée générale, et il écrit à ce sujet : « Le contenu de la loge est facilement mis en relief par le violet de méthyle combiné à l'éosine : *la pellicule se colore en violet et la gelée en rose* ». J'ai répété cette expérience qui donne toujours en effet un résultat fort net, mais, je ne crois en aucune façon à sa valeur démonstrative : le triage des deux couleurs peut fort bien s'expliquer par les seules *propriétés physiques* de la pellicule de la loge, qui fixe le colorant violet et ne se trouve perméable que pour le colorant rouge. Celui-ci imprègne alors uniformément l'intérieur, qu'il s'agisse d'un liquide aqueux dans lequel il diffuse, ou d'une substance mucoïde.

Par contre, sur les coupes, les méthodes les plus favorables, telles que celles de Prenant (fig. 64 et 65, pl. IV), de Mallory ou encore de Benda au sulfate d'alizarine et Kristallviolet, ne donnent qu'un résultat entièrement négatif : *la loge paraît optiquement vide* (1). Cette conclusion est confirmée d'ailleurs d'une manière indubitable par le fait que, chez *Acineta papillifera*, Keppen et moi avons observé (voir fig. XLIX, p. 175) des embryons accidentellement captifs dans la loge du parent, et les avons vu s'y mouvoir en tous sens, à l'aide de leurs cils vibratiles, avec autant de facilité que s'ils eussent été libres dans le milieu extérieur. On ne saurait, dans ces conditions, croire à l'existence d'une gelée, si fluide qu'on la suppose.

Nous pouvons, du même coup, repousser l'interprétation proposée par Bütschli (1889 p. 1884) au sujet de la membrane appelée par Fraipont (1877-78) chez divers *Paracineta* (*P. patula*, *P. crenata*, *P. vorticelloïdes*), le « plancher de la loge ». Il s'agit, comme on sait, d'une cloison plane, convexe ou concave, tendue horizontalement contre la face supérieure de la loge. On la voit bien surtout après la mort de l'animal. Or, Bütschli (*loc. cit.*) suppose que cette cloison pourrait bien n'être qu'une apparence optique causée par la limite externe de la « substance axiale » ; si celle-ci n'existe point, l'argument tombe à faux.

J'ai moi-même aperçu le plancher de la loge comme cloison membraneuse parfaitement différenciée, chez *Paracineta patula* (Collin 1911,

(1) Sur ma fig. 54, Pl. IV, la teinte verte indique la membrane vue de face, non la substance interne.

pl. XI, fig. 25), *P. crenata*, *P. homari* (fig XXVII *e*, p. 124), *P. limbata*, et aussi d'une manière très nette, chez *Paracineta linguifera* (fig. XCI *c*, p. 353) et *P. Buckei*. SAND le signale d'autre part chez *Podocyathus*

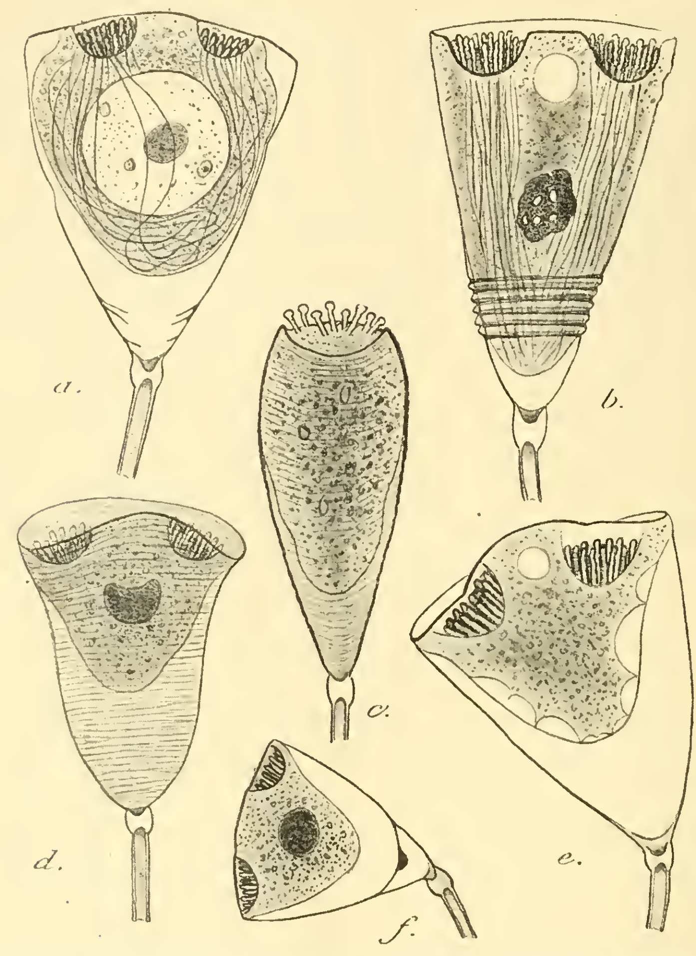


FIG. XXVIII. *Acineta papillifera* KEPPEN (× 400) ; *c* et *e*, *in vivo*, *a*, *b*, *d*, *f*, après coloration au carmin acétique *a*, exemplaire avec embryon inclus (macronucléus du parent non représenté) ; 3 cloisons secondaires dans la loge, en partie résorbées ; *b*, loge à plis en accordéon dans son 1/3 inférieur (anormal) ; *c* et *d*, individus à loge finement plissée (face et profil) ; *e*, corps partiellement détaché du tégument ectoplasmique qui forme « plancher » de la loge ; *f*, loge avec 1 cloison secondaire et masse résiduelle.

diadema (**1901**, p. 390), tandis que chez une variété de cette même espèce (*ibid.* p. 391) il décrit un prolongement de la face basale du corps, relié par quatre filaments divergents, symétriques deux à deux, à la paroi interne de la loge, et conclut en même temps à l'absence de plancher.

Comme on n'observe d'ordinaire, sur les coupes, aucune indication

de la présence d'une pellicule appliquée sur la partie du corps intérieure à la loge, mais seulement une *membrane ectoplasmique* plus ou moins différenciée (voir plus haut, p. 22), on doit nécessairement conclure que c'est cette dernière seule et non la pellicule qui constitue en s'isolant le *plancher de la loge*. Par la mort de l'animal, la pellicule du dôme se détache en effet du bord supérieur de la loge et se détruit, ainsi que l'ectoplasme sous-jacent, presque en même temps que les parties molles. Au contraire la portion ectoplasmique basale, intérieure à la loge, résiste comme cette dernière à la putréfaction et se conserve inaltérée.

Parfois même il arrive (mais ces cas sont relativement très rares) que le plancher se trouve déjà isolé *in vivo* et prenne alors les caractères et aussi les réactions d'une véritable pellicule. Sand (**1901**, p. 38) dit avoir vérifié ce fait chez *Paracineta crenata* (1) et je l'ai rencontré moi-même deux ou trois fois (fig. 64, pl. IV) chez *Paracineta homari*. Il peut même se produire à diverses reprises chez un même individu, au cours du développement, et ainsi prennent naissance ces cloisons successives dans la loge, déjà remarquées par Keppen (**1888**) chez *Acineta papillifera* et revues par moi, çà et là, chez certains exemplaires appartenant à cette espèce. Au bout d'un certain temps, elles semblent se résorber par leur partie moyenne et prennent alors l'aspect de diaphragmes annulaires à très large ouverture (fig. XXVIII *a*, p. 126) ; sur un autre individu, ne possédant qu'une seule cloison, on pouvait observer, au centre de celle-ci, une sorte de mamelon saillant à la face inférieure, très colorable au carmin, comme la plaque basale du style, et sans doute constitué par une substance résiduelle (fig. XXVIII *f*). Ailleurs encore (fig. XXVIII *e*), il arrive que le corps se rétracte sur presque toute l'étendue de sa face inférieure, n'attenant plus que par places, au moyen de fines brides irrégulièrement espacées, au tégument ectoplasmique en train de devenir un plancher de la loge. Sand (**1901**, p. 372 et pl. XVII, fig. 9) me paraît avoir également rencontré cet aspect, d'une manière accidentelle, chez *A. tuberosa*, à cette différence près que, dans ce dernier cas, les trabécules sont figurées comme reliant directement le corps avec la loge.

J'ignore encore, pour le moment, si l'on doit considérer comme cloisons successives, partiellement gélifiées, les fines lamelles transversales, en forme de verres de montre à concavité inférieure, qui remplissaient

(1) La figure invoquée par l'auteur (pl. XVII, fig. 6) montre des tentacules *pointus* et des filaments divergents reliant la base du corps au plancher de la loge. Elle ne paraît, pour cette raison, se rapporter beaucoup plutôt à *Podocyathus diadema*.

tout l'espace vide de la loge (fig. XXIX, p. 128) chez un très jeune individu de *Paracineta patula*, ou d'une forme très voisine. Je n'ai pu constater cette structure qu'une seule fois et l'aspect était pleinement celui de la gelée axile stratifiée du pédoncule d'*Ephelota gemmipara* (fig. XIX, p. 107). ou encore de la partie basale étroite du kyste de *Podophrya fixa* (fig. 13 et 14, pl. I).

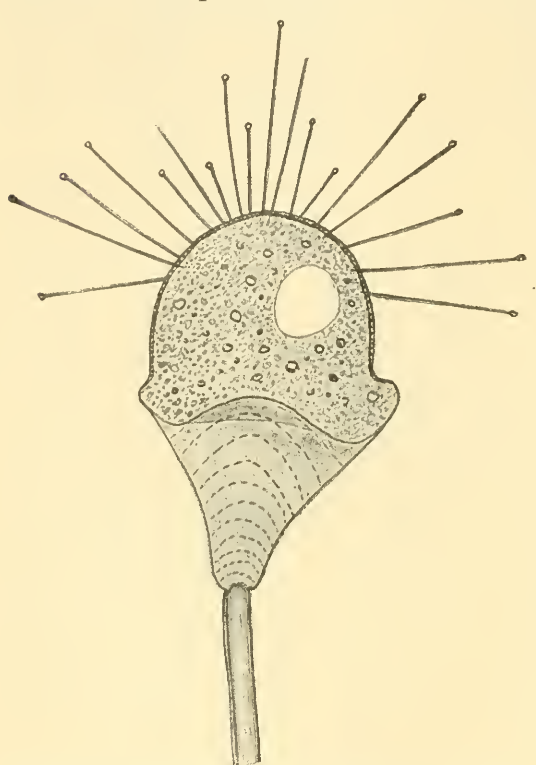


FIG. XXIX. *Paracineta patula* (CL. et L.), × 650. Jeune exemplaire montrant comme une gelée stratifiée dans la loge (*in vivo*).

Par contre, je crois pouvoir interpréter sûrement, comme causé par la présence d'un plancher de la loge extrêmement développé, le curieux diaphragme qui sous-tend le bourrelet convexe de la face apicale de la loge, chez *Paracineta livadiana*, d'après DADAY (**1886**). L'auteur considère que l'enveloppe est formée de deux couches concentriques dont l'interne, plus étroite, se sépare vers le haut pour gagner en ligne directe l'orifice circulaire auquel le corps est suspendu. Les deux membranes demeurent au contraire accolées sur toute leur étendue chez *P. neapolitana*, qui est une forme très voisine, ou même une simple variété. Bien que n'ayant jamais réussi à distinguer les deux parois avec autant de netteté que le représente DADAY, sur des figures trop schématiques, j'adopte néanmoins en principe la même explication. Mais, tandis qu'il croit voir dans la membrane interne une continuation directe de la substance du pédoncule, *ce qui est inexact* (SAND, **1901**, p. 50), je regarde cette membrane comme répondant à une couche ectoplasmique durcie, détachée de fort bonne heure du corps de l'Infusoire et demeurée en partie adhérente à la loge (voir fig. XXX *a*, et *b*, p. 129). Un semblable phénomène se produit quelquefois, mais à un degré moindre, chez *Acineta papillifera* (fig. XLIX *c*, p. 175).

B. Revêtements gélatineux.

a. Répartition. — Certains Acinétiens présentent à la surface du corps, par-dessus la pellicule, un *revêtement gélatineux* qui ne se distingue véritablement des gelées kystiques dont il sera question plus loin (chap. VI, p. 238) que par ce fait qu'il coexiste avec des suçoirs en extension et qu'il est traversé par eux. Chez les espèces qui le possèdent, son épaisseur est très variable selon les exemplaires et il peut même manquer tout à fait chez certains individus, par suite de conditions encore mal précisées.

L'exemple le mieux connu est celui de *Paracineta limbata* (voir fig. xxxviii, p. 147 et fig. lxxix,). Maupas (1881) qui le premier observa cette espèce, insiste déjà sur le développement très inégal du « limbe » gélatineux, sans rechercher l'origine de ces curieuses dissemblances. La première hypothèse qui se présente à l'esprit est qu'il s'agirait là de divers stades du développement, la sécrétion périphérique s'augmentant avec l'âge : mais le simple examen des figures de Maupas (fig. 7, 8 et 9, pl. XX) montre que précisément la masse de la gelée est inversement proportionnelle avec la masse du corps. Ce n'est pas là un fait de pur hasard, car j'ai pu d'une façon générale constater la même chose chez les très nombreux exemplaires que j'ai examinés. En conséquence, je croirais volontiers (en attendant des données expérimentales plus précises) que la gelée périphérique est un moyen de protection dont l'animal s'entoure d'autant plus abondamment que son état physiologique est moins satisfaisant ; or son état de santé varie non seulement selon les conditions

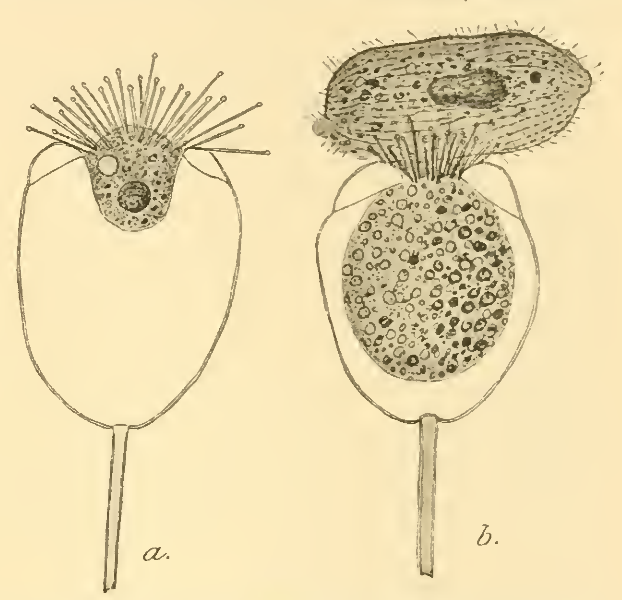


Fig. xxx. *Paracineta livadiana* (Mereschk), × 665. *a*, exemplaire maigre, à corps réduit ; *b*, exemplaire gras suçant une proie. En *a* et *b*, on voit nettement le diaphragme formé sous la face apicale de la loge (plancher?)

générales de l'ambiance (qualité de l'eau, température, etc.), mais aussi pour des motifs tout à fait *individuels*, comme les hasards qui l'ont ou non favorisé dans la capture des proies, comme aussi son âge et sa place dans la série des générations métagames. C'est ce qui explique que l'on rencontre côte à côte, sur le même rameau d'Hydraire ou la même patte de Crustacé, des exemplaires bien florissants à corps volumineux, à gelée presque invisible et d'autres chétifs, à corps très réduit, à tentacules souvent rétractés (comme dans la fig. 9 de MAUPAS), mais pourvus d'un limbe énorme.

Un revêtement très semblable, agglutinant des bactéries qui peut-être s'en nourrissent, existe assez souvent sur toute la face du corps extérieure à la loge, chez *Paracineta crenata* (COLLIN **1911**, fig. XXVIII, p. 471) et chez *P. homari* (*ibid.* fig. XXVII, p. 469). CLAPARÈDE et LACHMANN (**1858-60**) l'avaient également aperçu à la surface du dôme portant les tentacules, chez une autre espèce du même genre : *Paracineta patula*, où je l'ai moi-même retrouvé (voir pl. IV, fig. 54) sur quelques exemplaires, surtout sur ceux dont les tentacules étaient plus ou moins rétractés.

LEWICK (**1880**) signale sur le corps entier de *Dendrosoma radians* (à l'exception de la face inférieure adhérente au substratum) un revêtement visqueux, retenant les particules de vase et les menus débris. HICKSON et WADWORTH (**1909**) ont trouvé d'ordinaire aussi cette même espèce tellement encombrée d'impuretés agglutinées sous l'inflnence de la gelée que l'observation par transparence sur l'animal vivant en devenait presque impossible.

AWERINZEW (**1904**) a rencontré dans le plankton de la Volga un Acinétien très voisin de *Dendrosoma radians* et dénommé par lui *Astrophrya arenaria*, à cause du revêtement arénacé (reposant sur un enduit muqueux) qui garnit tout le corps, sauf le sommet des rameaux par où sortent les tentacules.

J'ai fait connaître en collaboration avec E. CHATTON (**1910**) chez *Rhabdophrya trimorpha*, tentaculifère parasite d'un copépode fouisseur des fonds sableux, une mince couche hyaline recouvrant la pellicule chez tous les individus. Cet enduit de consistance assez ferme, comme l'indique son pouvoir agglutinant très médiocre, doit être considéré surtout comme jouant un rôle protecteur vis-à-vis des chocs répétés auxquels l'Acinétien est sans cesse exposé par suite même du mode de vie très spécial de son hôte.

La coque muqueuse à contours irréguliers et à partie basale amincie

et fixée que STEIN connaissait déjà chez certaines *Tokophrya infusionum* (**1854**, pl. IV, fig. 45) et que j'ai pu moi-même obtenir en culture (COLLIN **1911**, fig. 7 à 11 et 13 à 14, pl. X), après BUCK (**1884**), se montre avec l'aspect d'une production pathologique, propre aux stades de dépression, chez cette espèce normalement nue ; ce qui confirme en quelque sorte l'hypothèse énoncée plus haut pour *Paracineta limbata*.

Au contraire, l'abri transparent, mais souvent recouvert de débris étrangers, que présente une espèce du genre *Hypocoma* (*H. acinetarum*), quand elle vit sur la loge des *Acineta papillifera* (voir fig. CIX *a* et fig. 49, pl. III) ne peut être considérée que comme un mode de protection biologiquement, sinon morphologiquement semblable aux loges et aux coques. Chose étrange, l'Infusoire n'en possède pas la moindre trace quand il vit sur le style ou sur le corps d'*Ephelota gemmipara* (fig. CIX *b*).

Parmi les productions également inconstantes, de nature mucoïde, il reste encore à mentionner l'enveloppe externe gélatineuse de quelques *Discophrya* vivant sur les élytres des Coléoptères aquatiques (*D. Steinii*, *D. cybisti*, *D. ferrum equinum*, etc.), car elle n'apparaît ici qu'en certaines circonstances, par exemple quand l'hôte, en demeurant longtemps à la surface de l'eau, a soumis ses parasites à une émersion prolongée. Il faut plutôt l'interpréter comme tentative d'enkystement ; car nous verrons (chap. V, p. 241) que chez *Discophrya elongata* la membrane du kyste se forme au début exactement de la même façon, dans l'enkystement par la faim, au fond du liquide de culture.

b. Structure ; nature chimique ; valeur morphologique. — MAUPAS (**1881**) affirme que la gelée périphérique de *Paracineta limbata* est absolument homogène et sans structure aucune ; MŒBIUS au contraire la trouve chez cette même espèce (**1888**) finement granuleuse et d'aspect ponctué. SAND (**1901**, p. 340) confirme son assertion pour certains exemplaires. Je n'ai jamais réussi pour ma part à revoir cette structure sur des individus vivants, tandis qu'elle apparaît nettement après l'action des réactifs. Je ne saurais dire s'il s'agit d'une structure spumeuse véritable, existant déjà sur le vif, mais très peu apparente par la réfringence faible des parties, ou bien d'un artefact tel que pourrait en provoquer la déshydratation. Nous retrouverons la même structure, beaucoup plus prononcée, dans la membrane de certains kystes (chap. V, p. 247).

La même différence apparaît entre les images observées sur le vif et celles que l'on obtient sur les préparations fixées, chez la plupart des autres formes où il existe une couche muqueuse au-dessus du tégument.

Quant à la *nature chimique* de la gelée, il est bien difficile de la déterminer par quelques réactions. J'ai déjà cité plus haut (p. 100), l'observation de MAUPAS sur la résistance de la gelée à l'acide sulfurique et à la potasse à froid et sur sa solubilité dans ces mêmes réactifs à chaud, chez *Paracineta limbata*. J'ai pu vérifier ces réactions et les obtenir également sur quelques-unes des autres formes (*P. patula*, *P. homari*, etc.). L'acide acétique glacial produit assez souvent un gonflement très prononcé sur les gelées peu denses. Vis-à-vis des colorants, les affinités sont les mêmes que celles que nous aurons à constater chez les membranes kystiques, c'est-à-dire en général acidophiles.

Au point de vue morphologique, MAUPAS (**1881**) sans doute influencé par les rapports étroits qu'il concevait entre les Tentaculifères et les Sarcodaires supérieurs, propose de comparer la substance du limbe chez *Paracineta limbata* avec la gelée extracapsulaire des Radiolaires. Sans doute, la comparaison ne manque pas d'une certaine justesse si l'on considère des formes comme les *Thalassicolla* et les *Collozoum*, mais il vaut mieux actuellement rechercher des homologies moins lointaines, telles que nous les montrent, sans aucune difficulté, les Infusoires Ciliés. On pourrait penser par exemple à la mince couche gélatineuse qui recouvre le tégument chez *Trachelophyllum apiculatum* et chez *Nassula elegans* (voir BÜTSCHLI **1889**, p. 1539) ou mieux encore à la gelée compacte, si abondante, des colonies d'*Ophrydium*, parmi les Vorticelliens.

CHAPITRE IV

REPRODUCTION

Le cycle des Acinètes, très comparable en cela à celui des Infusoires ciliés et de la plupart des autres Protistes, se décompose fort aisément en deux phases alternantes de durées très différentes : d'une part une phase asexuée (évolution agame) où des divisions répétées, qui peuvent d'ailleurs s'effectuer suivant des modes divers, donnent naissance à des séries nombreuses de générations successives ; d'autre part, une phase sexuée (évolution gamogonique), ayant pour objectif et pour résultat essentiel une fécondation nucléaire ou karyogamie.

Il ne sera question ici que de la première de ces deux phases ; car elle seule constitue chez les Acinétiens (ainsi que MAUPAS l'a démontré, **1889**, p. 435, pour les Infusoires ciliés), une « reproduction » au sens vrai,

puisque seule elle accroît le nombre des individus existants. Nous aurons à examiner d'une manière successive :

1° La reproduction par larves mobiles toujours ciliées (sauf dans un cas) et qui seront désignées, quelle que soit leur origine, sous le nom d'embryons ; ce mode reproducteur ne fait défaut, probablement, à aucun Acinétien.

2° La reproduction par larves mobiles non ciliées (larves nématoïdes, dites aussi exemplaires vermiformes, ou encore lagéniformes) et qui semblent jusqu'ici l'apanage exclusif de genres très spécialisés, où elles coexistent d'ailleurs avec les embryons ; peut-être ce mode est-il dérivé du précédent.

3° La reproduction par *fissiparité proprement dite* qui, aux dépens d'un exemplaire « adulte », donnerait naissance d'emblée à des individus également « adultes », *sans qu'il y ait métamorphose*. Ce mode paraît extrêmement rare, si même il existe.

§ I. — Reproduction par embryons.

Contrairement à l'usage assez généralement admis (voir en particulier Sand **1901**), je désignerai comme « *embryons* » toutes les larves ciliées d'Acinètes, quel que soit par ailleurs leur mode de formation, au lieu de réserver ce nom à celles-là seulement qui naissent en profondeur, au sein d'une cavité formée par invagination dans le corps du parent, et d'appeler toutes les autres simplement « gemmes » ou « bourgeons ».

Il n'existe d'une part aucune différence de nature entre le phénomène du bourgeonnement externe et celui du bourgeonnement interne, et l'on trouve même entre eux tout une série d'intermédiaires (voir plus loin, p. 159). D'autre part, les larves ciliées se ressemblent ou se différencient, et s'ordonnent en un mot en *séries naturelles*, non d'après leur origine, mais d'après leurs caractères de structure et leurs adaptations. Il existe, dans des espèces d'ailleurs voisines, des embryons externes qui ressemblent tellement à d'autres embryons internes, qu'après leur libération on a peine à les distinguer (voir en particulier *Paracineta patula*, fig. XLI, p. 158 et *Paracineta limbata*, fig. XXXVIII, p. 147).

A. Morphologie des embryons.

Si nous n'avions à étudier les phénomènes reproducteurs que chez un seul Acinétien, il serait certes avantageux de se conformer scrupuleuse-

ment à l'ordre même des faits et de ne décrire les structures qu'à mesure qu'elles apparaissent. Mais dans un exposé d'ensemble, cette marche est impossible ; la liaison très étroite des premiers stades entre eux, dans la série des Acinètes, exige pour apparaître avec une netteté suffisante la connaissance précise des *larves* qui seront le terme ultime de cette évolution progressive et continue. C'est pourquoi nous prendrons les embryons tout développés (c'est-à-dire tels qu'ils sont pendant leur période de vie libre, depuis leur séparation du parent jusqu'à leur métamorphose), comme une réalité donnée, avant qu'il soit question du bourgeonnement lui-même.

Les anciens auteurs s'étaient tout d'abord efforcés de définir les embryons d'Acinétiens d'après la disposition apparente de leur revêtement vibratile, et, homologuant les diverses formes rencontrées avec les groupes correspondants des Infusoires ciliés, ils distinguaient : 1°, comme *holotriches*, les embryons couverts de cils sur leur surface entière ; 2° comme *péritriches*, ceux dont l'appareil locomoteur se trouvait localisé en rangs transverses formant ceinture ; 3° comme *hypotriches*, ceux dont la ciliation semblait uniquement ventrale, tout le reste étant glabre.

Sand adopta (**1901**, p. 94-95) cette division telle quelle, en y joignant encore deux autres catégories : celles des embryons « *mérotriches* » et « *podotriches* ». Il ne semble pas d'ailleurs s'être attardé beaucoup à des recherches sur ce sujet, car il ne donne personnellement *aucune description d'embryons* et pas davantage de figures originales s'y rapportant (1).

Cependant, déjà Bütschli (1889, p. 1904 et suiv.) fut amené à supposer que la ciliation *péritriche*, c'est-à-dire formée de couronnes vibratiles parallèles, était seule réellement existante ; car, dit-il, « toutes nos données sur les formes *holotriches* proviennent d'un temps déjà ancien » et l'on pourrait « douter aussi de la ciliation *hypotriche*, si Gruber et Plate, récemment (**1884** et **1888**) n'avaient reconnu comme telle la ciliation d'*Hypocoma* ».

Et de fait, ainsi que je l'ai montré moi-même depuis, dans diverses notes préliminaires (voir en particulier **1909** *b*) *tous* les embryons d'Acinètes, quels que soient la forme et l'aspect qu'ils revêtent, à la suite d'adaptations diverses, ne forment en réalité qu'*une seule et même série fonda-*

(1) Le terme de « *mérotriches* » désignerait les embryons qui ne sont ciliés qu' « en partie », par exemple antérieurement (Sand) ; or, cette désignation ne répond à aucun fait précis, car la plupart des embryons se trouvent plus ou moins « mérotriches », y compris les « péritriches ». D'autre part, l'existence d'embryons « *podotriches* » c'est-à-dire pourvus de cils vibratiles insérés « sur le pédoncule » (') repose bien certainement sur une erreur d'observation. (Voir plus loin, p. 167).

mentalement péritriche. On peut toujours distinguer chez eux, comme d'ailleurs chez l'adulte (voir plus haut, p. 170) un axe principal morphologique, ou *axe dorsiventral,* joignant la face supérieure ou *apicale* à la face inférieure ou *basale* qui correspond au pôle fixé. Ce dernier pôle est de bonne heure aisément reconnaissable grâce à la présence d'une ventouse à rebord circulaire, déjà remarquée par STEIN (1859, p. 105) chez divers embryons et fort exactement interprétée par lui comme « ventouse de fixation » et première ébauche du style futur. Même disposition fut revue par HERTWIG (1876) chez les gemmes d'*Ephelota gemmipara,* puis par MAUPAS (1881), ENTZ (1876, 1882), BUCK (1884), KEPPEN (1888), DANGEARD (1890) et FILIPJEV (1910) chez divers *Acineta* et *Tokophrya.*

La ventouse est surmontée d'un amas caractéristique de fine sécrétion granuleuse, ordinairement groupée en une sorte de *gerbe* dont les brins divergent ou s'irradient vers la face apicale (voir fig. 32, 38 et 39, pl. II ; fig. 48, pl. III ; fig. 75, pl. IV ; fig. 99 à 103, pl. VI).

Cette gerbe paraît manquer, ainsi que la ventouse elle-même, aux formes dont l'adulte est libre (*Sphærophrya, Stauphrya*), ainsi qu'à celles fixées par la face basale entière, sans style différencié, comme les *Trichophrya.* On n'en a pas non plus observé jusqu'ici, sans doute pour le même motif, chez *Dendrocometes* et *Stylocometes,* et HICKSON et WADSWORTH (1909) n'en parlent point davantage chez *Lernæophrya* et chez *Dendrosoma,* dont ils figurent les embryons. Si la sécrétion radiée existait chez ces formes, elle servirait sans doute à former une plaque basilaire qui serait à rechercher ; car elle correspond bien partout où elle se développe, à ces granules de sécrétion décrits et figurés par FAURÉ-FREMIET (1905 ; 1910 *a*, fig. XXXVI et XXXVII) chez les Vorticelliens errants, quand ils vont se fixer (1).

Les cils des embryons n'ont rien de très particulier et c'est en vain que SAND (1901, p. 95) dans un but « phylogénique » assez peu déguisé, (voir plus loin, p. 313) s'efforce de démontrer que ce « *sont plutôt des fouets que des cils,* qu'ils « *ondulent et ne battent pas* » et qu'il faut les « rapprocher des cils des Végétaux », bref, qu'ils n'ont rien de commun avec ceux des Ciliés. La conclusion contraire s'impose d'une manière évidente :

(1) Des granules d'aspect très analogue, mais de valeur assurément fort différente (puisqu'il n'existe pas ici de style à sécréter), ont été signalées chez certaines Grégarines, en particulier chez des Monocystidées d'Annélides polychètes, au *pôle de fixation* (voir BRASIL 1909, Pl. VII, fig. 6 ; Pl. VIII, fig. 1 et 2 ; Pl. IX, fig. 6 à 13, et Pl. X, fig. 1, 2 et 4). Ils sont sans doute l'indice du rôle élaborateur et trophique joué par l'épimérite qui serait l'*organe d'absorption* du corps de la Grégarine. (Voir LÉGER et DUBOSCQ, 1904, p. 339 et 360).

si l'on trouve chez certains embryons à natation peu vigoureuse (tels que ceux des *Ephelota* ou des *Paracineta*) des cils longs et flasques, à ondulations molles, que ne les compare-t-on mieux à ceux des *Anoplophrya* et autres Infusoires astomes à vie parasitaire, qui ont exactement le même mode de vibration (voir Cépède **1910**). Des palettes plus robustes, battant l'eau vigoureusement, se rencontrent d'autre part chez les embryons bons nageurs, comme ceux des *Tokophrya*. La comparaison faite par Schewiakoff (**1893**) entre les « cirres des Hypotriches » et les cils des embryons de *Tokophrya cyclopum* est toutefois fort inexacte, car les cils d'Acinètes sont toujours des cils simples, et non point des complexes, leur base n'ayant jamais qu'un grain basal unique (voir fig. 35 et 36, pl. II ; fig. 48, pl. III ; fig. 76, pl. IV et fig. 97, pl. VI).

L'appareil ciliaire comprend, chez un embryon quelconque, d'une part, les *couronnes vibratiles* transverses qui sont plus ou moins nombreuses selon les cas donnés (de trois ou quatre à quinze ou vingt, rarement plus) et dont l'ensemble correspond, ainsi que je l'ai montré (**1908**, p. XXXVIII), à la « frange locomotrice » des Vorticelliens au stade libre ; d'autre part, des cils plus raides et d'ordinaire très peu nombreux, situés sur la face apicale, le plus souvent presque inactifs, ou bien vibrant par intervalles ; en tout cas ne concourant pas à la nage, servant plutôt de gouvernail. C'est la « *zone adorale* », ainsi que je l'ai nommée (**1908**) affirmant son homologie avec l'appareil vibratile prébuccal des Vorticellides dont elle représente un reste, une sorte de vestige ancestral assurément très régressé.

L'histoire de la découverte de cet intéressant appareil mérite d'être rappelée brièvement, car les faits vus par d'autres (et longtemps avant moi) viennent confirmer sans peine ceux que j'avance ici comme étant le résultat de mes propres observations. Bütschli (**1876**) décrivit le premier, chez *Tokophrya quadripartita*, outre les couronnes transverses, d'autres cils en petit nombre et au pôle postérieur dans la nage (qui est ici *pôle apical*), et il les marque fort nettement sur l'une de ses figures. Celle-ci est reproduite d'une manière intégrale dans les « *Protozoa* » (**1889**, pl. LXXVII, fig. 9 *d*), mais il n'est plus question de la zone adorale au cours du paragraphe cependant fort étendu que l'auteur a consacré dans son texte aux cils des embryons. Aurait-il douté lui-même de son observation ? En tous cas, la figure relative à *Tokophrya quadripartita* est prise de nouveau par Lang (**1901**, fig. 195, p. 185) pour son traité classique, mais la ciliation du pôle postérieur de la larve est supprimée

sans laisser trace et l'auteur n'indique en rien sur quelles raisons s'appuie cette correction inopportune. De LANG, l'erreur passe à DOFLEIN qui se sert du même cliché (**1909**, p. 871, fig. 820 *f*, et **1911**, p. 992, fig. 946 *f*) et elle acquiert ainsi droit de cité complet en Protozoologie.

Par une autre inadvertance, CALKINS, dans ses « *Protozoa* » (**1910** *a*, p. 199, fig. 111) reproduit comme étant la figure de BÜTSCHLI pour *Tokophrya quadripartita*, une image prise dans SCHEWIAKOFF (**1893**) et fournie par cet auteur pour « *Tokophrya cyclopum* » ; elle a trait en effet à cette

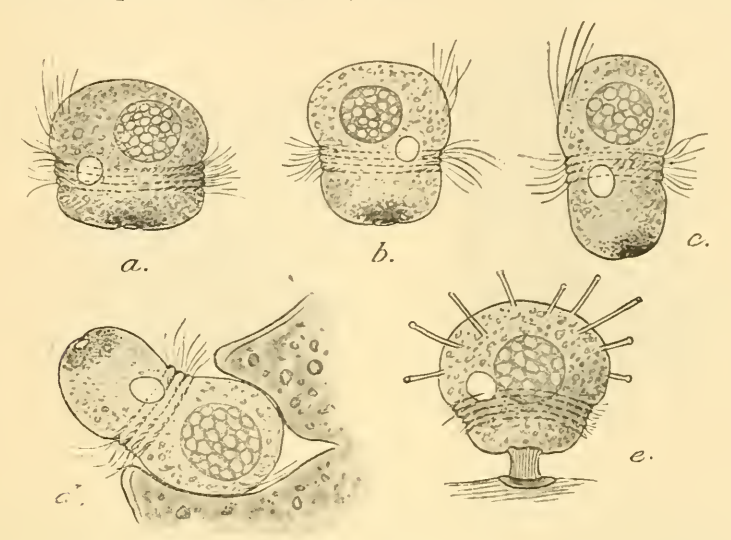


FIG. XXXI. *Tokophrya cyclopum* (CL. et L.). *viv* (× 1000) ; *a. b, c.* 3 formes d'embryons, montrant les degrés divers d'allongement suivant l'axe ; le dernier exemplaire (*c*) à ventouse fixatrice déviée (d'où symétrie bilatérale) ; *d*, le même opérant sa sortie ; *e*, embryon néofixé, avec style et tentacules (couronnes ciliaires en régression).

dernière espèce, mais ne mentionne comme cils (dans SCHEWIAKOFF comme dans CALKINS) que les ceintures locomotrices.

Il faut, pour rencontrer la suite des observations de BÜTSCHLI (**1876**), se reporter au précieux mémoire de KEPPEN où la zone adorale est fort bien indiquée (**1888**, fig. 41, pl. III) pour l'embryon d'*Acineta tuberosa* et décrite avec soin ; le même auteur la trouve aussi, d'une façon constante, et cette fois en relation avec une invagination profonde, arquée en demi-lune et à bord épaissi, chez *Acineta papillifera* et la soupçonne peut-être chez les larves d'*Ephelota* (**1888**, p. 63 et 69) en même temps qu'il confirme la présence du « cytostome » d'HERTWIG (voir plus loin, p. 152).

Enfin, j'ai vu moi-même cette formation et indiqué son sens probable chez *Ephelota gemmipara* (**1907**), chez *Tokophrya cyclopum* et

Choanophrya infundibulifera (**1908** *b*), chez *Tokophrya quadripartita*, *Tokophrya infusionum*, *Acineta tuberosa* (type) et sa forme *fœtida*, *Metacineta mystacina* (**1909** *b*). FILIPJEV (**1910**) l'a revue aussi, comme BÜTSCHLI et moi-même, chez *T. quadripartita*, mais conteste sa signification en tant que « zône adorale ».

Il s'appuie surtout sur ce fait que le pôle *apical* (ou « postérieur ») de l'embryon ne correspondrait pas au pôle apical de l'adulte, mais seule-

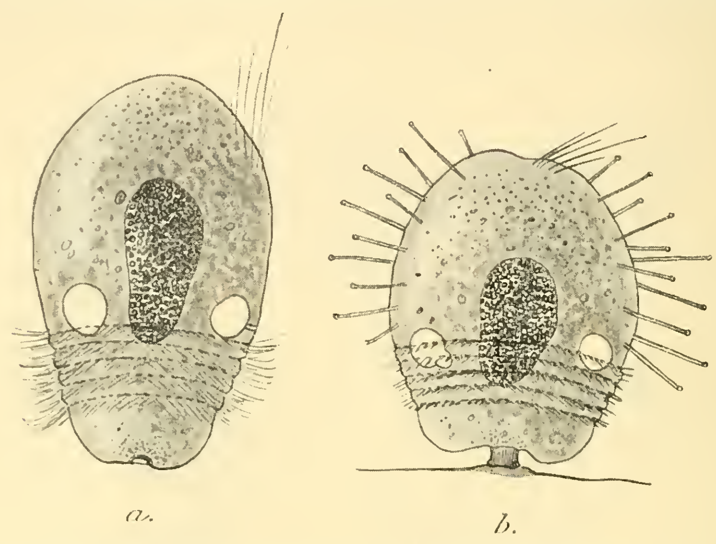


FIG. XXXII. *Tokophrya infusionum* (STEIN), *a*, embryon libre, avec ceinture ciliaire à 5 rangs, ventouse de fixation, zone adorale (5 à 7 cils) ; *b*, le même néofixé, avec cils en régression et 2 faisceaux tentaculaires (× 1200). Noyau rendu plus visible, comme après coloration ; micronoyau non figuré.

ment à une face *latérale* de ce dernier. Cet argument sera discuté en traitant de la fixation (p. 182).

La zone adorale existe sans doute encore chez beaucoup d'autres embryons, où des recherches ultérieures ne manqueront pas de la révéler, pour peu qu'on y prête attention. Il s'agit de cils peu nombreux, à mouvements peu accusés et pas toujours faciles à mettre en évidence au cours de la période de nage. Au reste, je croirais volontiers qu'ils peuvent être inconstants, ou du moins très caducs, chez telles ou telles espèces, et même manquer complètement chez d'autres, ou dans certaines localités. Je n'ai pas encore réussi à revoir la cavité « buccale » observée par KEPPEN chez *A. papillifera*, ni celle indiquée par STEIN (**1851**, pl. XVIII, fig. 9 et 12) chez *Tokophrya infusionum* et tout à fait semblable d'après ce dernier auteur, à un pharynx de Vorticelle ; je n'aurai garde toutefois de mettre en doute leur existence, car il s'agit, à mon point de

vue précisément, d'organites très régressés, en voie de disparition. Le plan de structure général des larves d'Acinètes étant ainsi connu, il reste à examiner l'ensemble des variations effectivement réalisées sur ce thème primitif, et à grouper les divers types autant que possible d'après la nature même des causes qui les ont spécialisés dans des directions définies. Il s'agira donc de séries avant tout *adaptationnelles*, et nous verrons plus tard seulement (chap. XI, p. 326) dans quelle mesure elles correspondent à ce que l'on peut apercevoir des séries phylogéniques.

En tenant compte simplement de l'ordre de complexité morphologique croissante, sans faire appel pour le moment à aucune considération d'origine, il importe de placer à la base des séries les formes *monaxones*, qui présentent une infinité de plans de symétrie verticaux, passant par l'axe morphologique ou *axe dorsiventral* (axe du style de l'adulte).

Première série : Embryons monaxones typiques.

Ce sont en particulier tous les embryons « péritriches » des plus anciens auteurs, les plus voisins aussi du type Vorticellien, à la fois par leur forme ovoïde et par leurs rangs de cils peu nombreux groupés en une ceinture étroite, généralement plus proche de la face inférieure, comme est la « frange locomotrice ». On en pourrait donner pour types celui de *Tokophrya cyclopum* (fig. XXXI *a* à *d*, p. 137) avec 4 à 5 rangs de cils, ou de *T. infusionum* (fig. XXXII *a* et *b*, p. 138) avec cinq rangs, celui de *T. quadripartita* avec cinq rangs aussi (Filipjev 1910) et non pas quatre seulement, comme le pensait Bütschli (1876) ; enfin celui de *Choanophrya* à quatre rangs presque médians (voir fig. XLVII, p. 163 et fig. 75, pl. IV). Les embryons moins bien connus de *Tokophrya pyrum* (Claparède et Lachmann, *Etudes*, 3[e] partie, fig. 1, pl. II), de *Tokophrya lemmarum* (très semblables d'après Entz, 1902, aux larves de *T. cyclopum*), ceux des *Endosphæra* (Claparède et Lachmann, Etudes III, fig. 1, 2, 3, 10 et 11, pl. VII) et des *Pseudogemma* (voir fig. LXXVIII, p. 306 et fig. XCV, p. 361), sans doute aussi des *Rhyncheta* (Hartog, 1902) font partie du même groupe.

Toutes ces formes nagent activement en pleine eau, se « *vissant autour de leur axe* », le pôle inférieur en avant et la zone adorale en arrière, c'est-à-dire dans la position même que prend spontanément un Vorticellien libre, par raison mécanique bien facile à comprendre. Mais, tandis que le Vorticellien peut aussi renverser sa nage en faisant agir seulement les cils du péristome, la larve d'Acinète en serait incapable, vu l'état

rudimentaire de sa zone adorale. Comme sa mobilité est seulement temporaire et n'a guère d'autre emploi que de lui faire rencontrer un substratum approprié, pour subir la métamorphose, la lârve tend, chez certaines formes, à devenir *rampante*, et par ce fait *bilatérale.*

Une telle adaptation peut se trouver réalisée suivant deux modes distincts : ou bien par *inflexion* du corps, trop peu stable sur sa pointe, l'une des faces acquérant un développement supérieur à celui de la face opposée et les rangs de cils devenant obliques par rapport au grand axe ; ou bien par simple *aplatissement* dans le plan transversal, suivi d'*élongation antéro-postérieure* qui confère à l'animal une forme en lentille ellipsoïde de plan convexe ou bi-convexe.

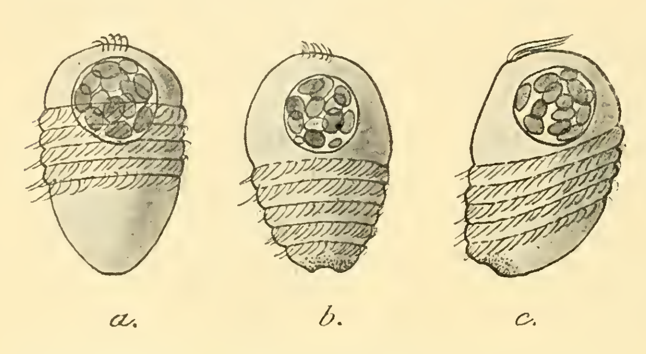


FIG. XXXIII. Embryon de *Tokophrya quadripartita* (CL. et L.) ; *a*, face postérieure ; *b*, face antérieure ; *c*, profil (d'après FILIPJEV, 1910).

Deuxième série : Embryons bilatéraux par inflexion.

FILIPJEV (**1910**, p. 133) fait remarquer que les embryons de *Tokophrya quadripartita* observés par lui n'ont pas du tout la symétrie radiaire (= monaxone) décrite et figurée par BÜTSCHLI (**1876**) et par moi (**1909** *b*), mais sont nettement *bilatéraux* ; ils ont « en gros la forme d'un ellipsoïde comprimé et tronqué obliquement à son pôle antérieur ». Les figures de FILIPJEV que je reproduis ici (fig. XXXIII *a*, *b*, *c*) montrent bien cette disposition, ainsi que l'obliquité des couronnes vibratiles qui nécessairement en résulte. Je ne mettrai pas en doute l'exactitude de ces dessins, ayant moi-même représenté (**1909** *b*, fig. 1 [3]) un embryon *à pôle basal asymétrique* pour cette même espèce ; mais je crois qu'il s'agit là encore d'une tendance peu définie, éminemment variable selon les individus et peut-être plus accusée chez certaines races locales. La même déformation commençante se retrouve, comme je l'ai dit d'ailleurs (*ibid.*), chez *Tokophrya cyclopum*, principalement chez les larves très allongées selon leur axe (voir fig. XXXI *c*, p. 137), mais les types à symétrie monaxone régulière y dominent de beaucoup.

La bilatéralité des larves apparaît au contraire comme un caractère

structural constant (au moins en l'état limité de nos données actuelles), chez les diverses espèces du genre *Acineta*. L'obliquité des rangs de cils par rapport à ce que l'on peut appeler l'*axe dorsiventral primitif* y est toujours très évidente (1).

Chez *Acineta fœtida* (= *A. tuberosa* Ehrg., var. *fœtida*, d'après Sand, 1901) Maupas décrit fort bien (1881, p. 321-22), les cinq sillons obliques, portant chacun un rang de cils, qui découpent le corps en segments « dont l'épaisseur va croissant régulièrement d'avant en arrière » (c'est-à-dire de *bas* en *haut*, selon notre nomenclature). « J'ajoute en forme

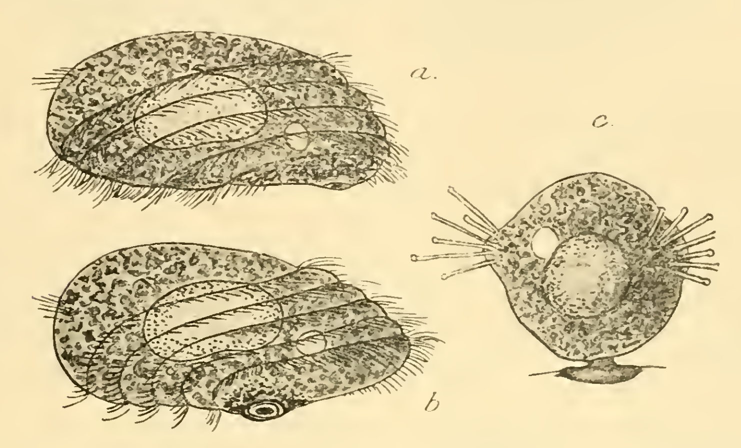


Fig. xxxiv. *Acineta tuberosa* Ehrg. var. *Fraiponti* ; *a*, embryon libre nageant (5 rangs de cils, ventouse antérieure, zone adorale) ; *b*, embryon plus âgé, cherchant à se fixer (ventouse plus reculée, reportée vers le centre de la surface ventrale et devenue excentrique par rapport aux rangs de cils) ; *c*, individu néofixé, à 2 faisceaux de suçoirs (× 1100).

de remarque, dit-il, que si à Roscoff les sillons m'ont paru décrire des cercles fermés, j'ai cru au contraire à Alger les voir disposés en une spirale qui, au dernier tour postérieur, devenait brusquement très oblique et allait se terminer à l'extrémité postérieure du corps ». D'après mes propres recherches (voir fig. lxxxiii, p. 338) l'hypothèse des *cercles fermés* est la seule correspondant à la structure

(1) Filipjev propose d'appeler, chez *T. quadripartita*, face ventrale (« *Bauchseite* ») la face la plus développée qui porte la zone adorale et dont se rapproche davantage la ventouse excentrique de la face basilaire ; il nomme face dorsale (*Rückenseite*) l'autre face opposée plus courte. Par une comparaison directe avec les formes qui vont suivre, je désigne au contraire ces deux faces comme étant respectivement *antérieure* et *postérieure*, malgré le sens de la translation qui a lieu encore selon l'axe, chez *T. quadripartita*, comme chez les formes monaxones ; les deux termes « dorsal » et « ventral » ne pourront d'ailleurs jamais s'appliquer qu'aux faces polaires (voir plus haut, p. 135) si l'on tient compte des conceptions admises dans les autres groupes des Ciliés et en particulier chez les Infusoires discotriches, au sujet de l'orientation. La nomenclature que je crois devoir adopter d'une manière exclusive, comme étant seule rationnelle, se montre d'ailleurs justifiée par la position même de l'embryon sur le parent (voir p. 159 et p. 168) la face que Filipjev désigne comme « dorsale » et que j'appelle « postérieure » se trouvant constamment *la dernière adhérente à l'organisme maternel.*

réelle ; l'autre n'est qu'une illusion causée par la « zone adorale », dont MAUPAS avait eu au moins un pressentiment.

Chez *Acineta tuberosa* typique (var. *Fraiponti*, d'après SAND) la larve est plus volumineuse et en même temps plus allongée, son grand axe antéro-postérieur devenant presque parallèle au plan des couronnes vibratiles. La ventouse fixatrice et la masse de sécrétion dont elle est surmontée, indiquent toujours exactement le *pôle basilaire* primitif ; selon les exemplaires (comparer fig. XXXIV *a* et *b*) et, sans doute aussi, selon que l'animal se contracte plus ou moins, comme il le fait toujours en approchant du stade de la métamorphose, la ventouse est à l'avant (fig. XXXIV *a*) ou bien reportée au contraire plus ou moins vers l'arrière, parfois presque au contact de l'extrémité postérieure des couronnes vibratiles (fig. XXXIV *b*), c'est pourquoi elle peut paraître ici, comme MAUPAS l'a remarqué pour *A. fetida* et FILIPJEV (**1910**, p. 136) pour *T. quadripartita*, tout à fait excentrique par rapport à ces dernières, suivant que l'axe dorsiventral lui-même se trouve plus ou moins infléchi (voir la fig. XXXV).

De cette différence de structure résulte naturellement une différence très nette dans la locomotion ; tandis que la larve dressée de la forme *fœtida* nage souvent en pleine eau ou se déplace en pivotant sur son pôle basilaire, avec l'axe du corps incliné en arrière, celle de la forme type (var. *Fraiponti*) devient à peu près exclusivement rampante et se déplace *suivant son axe antéro-postérieur*.

Chez *Acineta papillifera*, les embryons tels qu'ils ont été vus par KEPPEN (**1888**, fig. 59 et 60, pl. V), par MARTIN (**1909** *a*, fig. II et III, p. 364) et par moi (fig. XLIX, p. 175) se rapportent encore à ce même facies et se distinguent simplement par le nombre des rangs de cils beaucoup plus considérable et par leur forme plus massive. On y compte en moyenne six à douze couronnes vibratiles, quelquefois quinze ou vingt, et le corps en est alors, comme le dit KEPPEN lui-même (**1888**, p. 68) « presque recouvert de haut en bas ».

La larve d'*Acineta emaciata* simplement entrevue par MAUPAS (**1881**) et celle d'*Acineta constricta* (voir fig. LXXXVIII *c* p. 346) se placeraient sans doute au très proche voisinage, tandis que celle d'*A. tripharetrata* (d'après G. ENTZ, **1902**, fig. 3, pl. V) paraît se rapprocher bien plus de la forme monaxone; peut-être l'auteur a-t-il vu la gerbe de sécrétion radiée, qu'il figure *excentrique et oblique* ? Une transformation de même ordre, à partir de la symétrie primitive, a dû s'accomplir aussi chez la plupart des espèces du genre *Discophrya* et y donner naissance à ces gros embryons ram-

pants que les anciens auteurs décrivaient comme « holotriches », et qui ne sont en réalité que des formes « péritriches » un peu spécialisées. Leur corps s'est allongé, dans le sens transversal, en une massue cylindroïde à extrémité postérieure ordinairement plus grosse et plus arrondie ; les

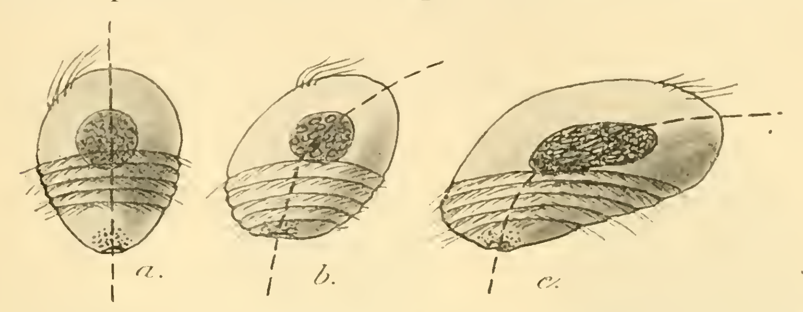


FIG. XXXV. Diagramme montrant l'inflexion progressive, vers l'arrière, de l'axe dorsiventral chez les embryons d'Acinètes. Le stade I (*a*) correspond à *Tokophrya cyclopum* ou *T. infusionum*, le stade II (*b*) à *Tokophrya quadripartita* : le stade III (*c*) à *Acineta tuberosa* et aux formes voisines.

rangs de cils se relèvent sur la face antérieure obliquement tronquée (là persiste toujours la ventouse basilaire) et couvrent toute la face ventrale, tandis que la face dorsale est glabre. C'est ce que l'on voit nettement sur les figures de SCHRÖDER (**1907**, pl. XXVII, fig. 13 et 16) pour *D. campanula* et *D. interrupta* ; sur celles de Stein (**1854**, pl. VI, fig. 36 à 39) pour

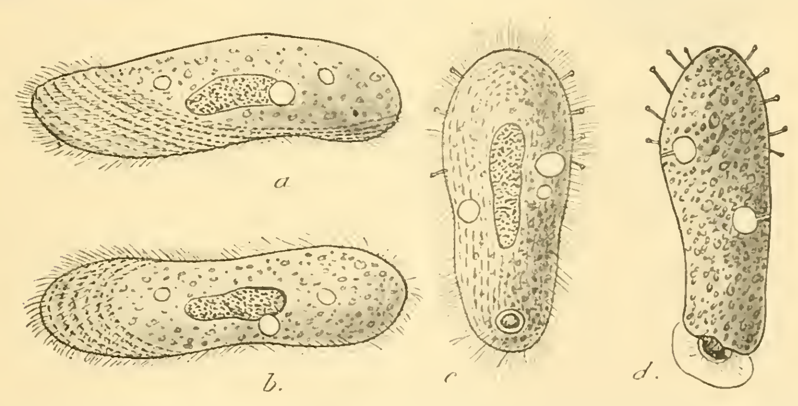


FIG. XXXVI. *Discophrya elongata* (CL. et L.), *viv.* (× 500) ; *a*, embryon nageant, vu de profil ; *b*, le même (face dorsale) ; *c*, embryon au début de la métamorphose (face ventrale) : cils ne battant plus, ventouse fixatrice apparente et déjà quelques suçoirs ; *d*, exemplaire néofixé, vu de profil, pour montrer l'obliquité du corps par rapport à la plaque basale (plan de fixation).

D. astaci ; enfin sur les miennes propres pour *D. elongata* (fig. XXXVI *a* et *b*, p. 143) et pour *D. Steinii* (COLLIN, **1911**, fig. XXII *a* et *b*, p. 463) (1).

On ne saurait encore classer, ni d'après les figures de STEIN (1854

(1) L'embryon figuré par STEIN (**1854**, Pl. II, fig. 9) fut, dit l'auteur lui-même, « extrait par écrasement » ; ce qui explique sans peine pourquoi il est si déformé, et d'aspect méconnaissable.

pl. I, fig. 6 et 8 ; pl. II, fig. 12, 13, 14 et 15), ni d'après celle de CLAPARÈDE et LACHMANN (*Etudes* III, pl. IV, fig. 3), le grand embryon cylindrique de *Discophrya cothurnata*, non plus que celui, très aplati et foliacé, de *Periacineta linguifera*. Mais il semble déjà probable qu'ils rentreront eux aussi dans cette même série, dès qu'on les connaîtra mieux.

J'ai décrit et figuré antérieurement à tort (**1909** *b*, fig. I [5] et p. XXXVI) comme appartenant à *Discophrya Steinii*, de curieuses larves discoïdes et d'un aspect tout différent, à facies de Trichodines. Ce sont celles, en réalité, d'une autre espèce voisine, non encore distinguée, que je nommerai : *D. cybistri* (voir la partie systématique, p. 369). En nous reportant d'un coup parmi les formes *monaxones* (ont-elles toujours gardé cette symétrie originelle ou y font-elles retour à partir du type infléchi, c'est là un point que je ne puis éclaircir pour l'instant), ces larves nous rappellent une troisième série d'embryons qui nous restent à étudier : ceux tendant à la bilatéralité, non plus par inflexion du corps de l'avant vers l'arrière, mais par aplatissement suivant l'axe dorsi-ventral, lequel demeure ainsi, comme chez les formes monaxones, *perpendiculaire* au plan des couronnes vibratiles.

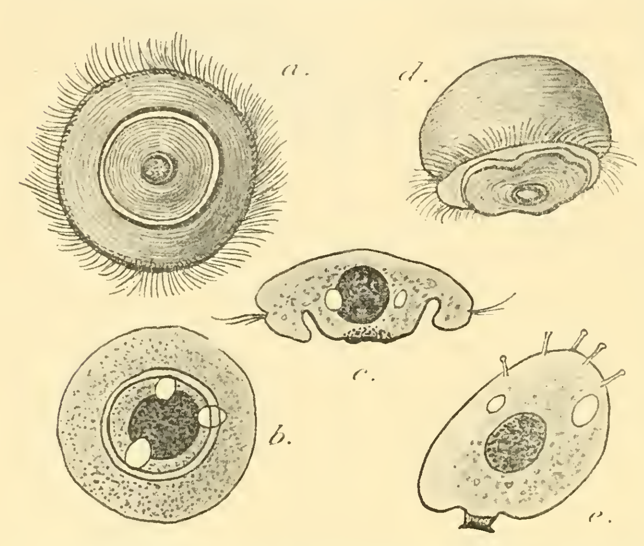


FIG. XXXVII. *Discophrya cybistri* n. sp. (× 600), *a*, embryon (face ventrale) avec ventouse, sillon circulaire et couronnes vibratiles ; *b*, le même (coupe optique plus profonde) laissant voir le noyau et les vacuoles contractiles ; cils non représentés ; *c*, le même (coupe optique sagittale), avec grains de sécrétion surmontant la ventouse : *d*, embryon très contracté au moment de la fixation (forme subglobuleuse) ; *e*, jeune exemplaire néofixé avec trace d'obliquité (micronucléi non visibles).

Troisième série : Embryons bilatéraux par compression.

L'embryon de *Discophrya cybistri* se présente avec la forme d'un disque plan-convexe, dont la face plane est inférieure et porte en son milieu un sillon circulaire profond. Ce dernier, qui consiste en un simple repli

invaginé du tégument, la divise en deux couronnes concentriques de largeur à peu près égale ; au centre de la couronne interne est la ventouse de fixation (fig. XXXVII *a*). Chose étrange, ce tégument présente sur toute son étendue (mais surtout à la face ventrale) de fines annelures transverses, équidistantes et parallèles, tout à fait comparables à celles qui ornent le corps entier, jusqu'au bord même du disque, chez beaucoup de Vorticellides (voir en particulier Schröder **1906** *a*, *b*, *c*). Je ne sais quel est ici le rapport de cette sculpture externe avec la structure fine ; il m'a paru n'en persister aucune trace chez l'adulte. La ceinture vibratile qui est probablement formée de plusieurs rangs de cils très rapprochés (par là même indistincts, au moins sur le vivant) occupe une position fort analogue à celle de la « frange locomotrice » chez les Urcéolaires (g. *Trichodina* par ex.) et s'insère au fond d'une légère dépression, sur le bord marginal du disque, ou un peu au-dessous (fig. XXXVII *c*). Il existe au centre du corps un macronucléus sphérique, sans doute accompagné d'un micronucléus que je n'ai pu démontrer et, plus latéralement, deux ou trois vacuoles contractiles (fig. XXXVII *b* et *c*); leur canal paraît s'ouvrir (sans que j'en aie la certitude) au fond même du sillon de la face inférieure.

Les mouvements s'effectuent comme chez les Trichodines, tantôt par reptation à la surface d'un corps solide (déplacement latéral), tantôt par nage proprement dite, avec tourbillonnement constant autour de l'axe morphologique, l'allure rappelant d'assez près celle d'une toupie très surbaissée.

C'est sans doute à partir d'embryons moins spécialisés, mais déjà adaptés à la marche rampante par leur aplatissement aux pôles (voir *Trichophrya epistylidis*, d'après Bütschli **1876** et **1889**, pl. LXXVIII, fig. 6 *b* et *c* ; puis *Lernæophrya* et *Dendrosoma radians*, d'après Hickson et Wadsworth **1909**, pl. X, fig. 1 et 31) qu'ont dû prendre naissance les formes allongées en lentille elliptique, par conséquent *bilatérales*. Cette différenciation nécessaire pour permettre la progression dans un sens défini est homologue à celle que l'on invoque pour expliquer la dérivation des Planaires polyclades, à partir des deux types encore presque radiaires et d'aspect Cténophorien : *Cœloplana* et *Ctenoplana ;* tandis que l'origine des embryons bilatéraux de la première série (formés par *inflexion*) correspondrait plutôt au mouvement qu'on suppose accompli par les ancêtres des Gastéropodes actuels, depuis leur origine aux dépens d'un *archétype* à coquille patelliforme (1).

(1) Voir Hescheler, in Lang, (**1900**) *Mollusca*, 2e édition, p. 235-236 et fig. 232.

Les exemples les plus caractéristiques d'embryons bitaléraux sans inflexion, en forme de lentille ellipsoïdale plan-convexe ou bi-convexe, sont certainement les larves bien connues de *Dendrocometes* et *Stylocometes* (voir Stein 1854 ; Bütschli 1877 ; Plate 1886 et 1888). Leur ceinture vibratile à rangs de cils peu nombreux (quatre pour le premier genre et trois seulement pour le deuxième, d'après Plate) est toujours située sur le bord marginal, ou même presque ventralement (chez *Stylocometes*) d'après le même observateur. Les deux extrémités « antérieure » et « postérieure » sont les *pôles physiologiques* et non *morphologiques* (ces derniers demeurant toujours, et par définition, aux deux points d'émergence de l'axe dorsiventral) ; elles semblent peu différenciées l'une par rapport à l'autre. J'ai cru cependant reconnaître d'une manière à peu près certaine, que la partie qui est en arrière dans la nage se trouve en même temps être *celle qui tient la dernière à l'organisme maternel*, au moment de la libération. Elle se distingue du reste (au moins assez souvent) par une interruption des rangs des cils et même par une papille saillante (Plate 1888) tout à fait comparable à celle que l'on remarque, chez les embryons anormaux de *Discophrya Steinii* (Collin 1911, p. 467) et dans la division fissipare d'une espèce d'*Hypocoma* (voir fig. LXXVI *f. g.* p. 274). Ce rapport est constant, de la larve au parent, chez tous les Acinètes à embryons bilatéraux, ainsi que je le démontrerai plus loin.

Les embryons nombreux des *Ophryodendron* chez qui la disposition précise du revêtement vibratile est encore peu connue, malgré les recherches successives de Claparède et Lachmann (1858-60) de Wright (1861) et enfin de Martin (1909 *c*) rentrent probablement dans cette catégorie. Les rangs de cils longitudinaux indiqués sur une figure de Wright, reproduite par Bütschli (1889, pl. LXXIX, fig. 3 *g*) représentent sans aucun doute des ceintures en *cercles fermés* (ici ellipses concentriques), comme chez tous les Acinétiens. D'après cette même figure, l'extrémité postérieure serait beaucoup plus large que l'extrémité antérieure, donc différenciée morphologiquement, tandis que ce détail n'apparaît sur aucun des dessins publiés par Martin.

Quatrième série : Embryons atypiques.

J'ai réservé pour terminer une quatrième série d'embryons qui me semblent former entre eux un groupe très naturel et qui s'élèvent progressivement des formes monaxones typiques aux formes bilatérales les plus évoluées et en même temps les plus complexes. Ces embryons se distin-

guent dans l'ensemble, à la fois par un nombre toujours élevé de ceintures vibratiles et par l'apparition souvent précoce des tentacules, pendant la période de vie libre ; ce qui n'a jamais lieu, je crois (au moins d'une façon normale : voir COLLIN **1911**, p. 455) dans les deux autres séries. D'autre part, ils présentent tous ce caractère de valeur incertaine sans doute, mais non pas négligeable, d'être toujours formés par bourgeonnement externe, ou au moins demi-externe (*à une seule exception*

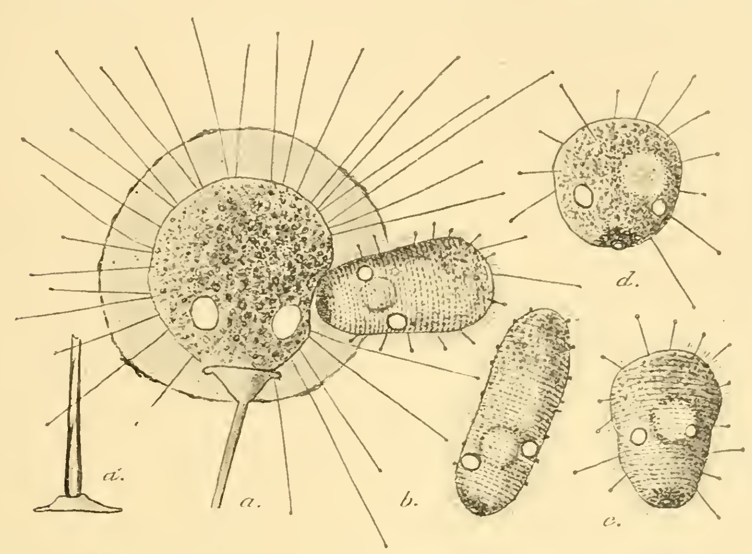


FIG. XXXVIII. *Paracinata limbata* (MAUPAS) *viv.* (× 700) ; *a*, exemplaire adulte à limbe gélatineux, et embryon sortant déjà pourvu de tentacules ; *a'*, plaque basale et région inférieure du style de ce même exemplaire, montrant le faisceau strié tubulaire et l'exfoliation des tigelles à sa surface interne ; *b*, embryon allongé pour la nage avec tentacules rétractés : *c* et *d*, deux stades de fixation (5 minutes et 10 minutes après l'arrêt complet des cils).

près), ceux des autres séries naissant par bourgeonnement *interne*.

Commençons par l'exception qui représente peut-être, pour des raisons diverses que j'exposerai plus loin (voir p. 403) la base même de la série. Il s'agit de l'embryon interne de *Paracineta* (anciennement *Tokophrya*) *limbata*. C'est une larve monaxone, cylindroïde, capable de se raccourcir ou de s'allonger beaucoup au cours de sa période de nage, et cela à plusieurs reprises, instantanément. Ses deux pôles sont arrondis et l'inférieur un peu plus mince (surtout dans l'aspect contracté, où le pôle apical se renfle, le corps devenant plutôt conique). Des rangs de cils nombreux disposés en ceintures transverses à écartement presque égal, la recouvrent de haut en bas, ne laissant guère à nu que la ventouse du pôle basal. Un embryon que j'observais au moment même de sa sor-

tie (il n'avait pas encore franchi l'atmosphère de gelée qui entoure le corps du parent, fig. XXXVIII *a*) se mit à développer soudain d'assez longs tentacules, tout comme font en sortant du corps de l'hôte les *Sphærophrya* parasites. Ces tentacules sont répartis, comme plus tard chez l'adulte, sur la surface entière de l'Infusoire, à l'exception du pôle basilaire.

Quand l'animal se met en marche, il prend la forme cylindrique et son grand axe s'accroît de près d'*un quart* de sa hauteur, ses dimensions passant par exemple de 46 × 25μ à 56 × 20 μ. Il rétracte en même temps presque entièrement ses tentacules, dont le bouton terminal seul continue à proéminer à la surface du tégument (fig. XXXVIII *b*). Dès qu'il s'arrête, il se contracte de nouveau, en faisant saillir ses suçoirs (fig. XXXVIII *c* et *d*), puis la métamorphose a lieu.

Chez *Paracineta patula*, où l'embryon se forme par bourgeonnement externe (voir plus loin, p. 158 et fig. XLI, *a* à *f*), il a la même symétrie et presque le même aspect, sinon que le pôle apical est dépourvu de cils et porte seul des tentacules. Ceux-ci apparaissent d'ailleurs chez l'embryon non entièrement formé, encore adhérent au parent (fig. XLI *b*). La forme du corps subit, comme dans le cas précédent, des variations sensibles (quoiqu'un peu moins considérables) d'un instant à un autre.

Il n'est besoin d'aucun effort pour ramener à ce même type l'embryon supérieurement tentaculé, inférieurement cilié, de *Sphærophrya Stentoris*, d'après les figures de STEIN (1867, pl. VIII, fig. 7 à 9) ; peut-être aussi celui de *Sphærophrya magna*, d'après la figure de MAUPAS (1881, fig. 3, pl. XIX). Quant à l'espèce parasite des diverses Paramécies (*S. paramæciorum* Maupas), la structure fine de ses embryons nous est encore trop peu connue pour qu'il soit possible d'émettre une opinion définitive (voir BALBIANI, 1861). Par contre, il est certain que les larves de *S. urostylæ* Maupas, parasite des Hypotriches, malgré leur indéniable parenté d'aspect avec la larve allongée et subcylindrique de *Paracineta limbata* (cf. plus haut, p. 147) sont en réalité d'un type fort différent et doivent être orientées suivant une autre direction : leur corps est un ellipsoïde régulier, mais nettement comprimé dans un plan parallèle au grand axe (voir en particulier STEIN 1859, pl. XIV, fig. 1 à 10). STEIN les décrit comme « holotriches « ; mais, d'après nos connaissances actuelles sur la morphologie des divers embryons, la seule hypothèse admissible semble celle déjà proposée par BÜTSCHLI (1889, p. 1926) ; à savoir l'existence d'une ceinture vibratile disposée en longueur et sans doute suivant le plan

d'aplatissement du corps. Le grand axe de l'ellipsoïde correspondrait ainsi, non pas à l'axe morphologique dorsiventral (qui est le plus court des trois), mais à un axe physiologique antéro-postérieur différencié dans le sens même où s'effectue la progression.

Un autre exemple du même fait nous est fourni par les larves en tambour rectangulaire ou elliptique, du genre voisin *Podophrya*. Malgré qu'elles aient été décrites, jadis, comme « holotriches » par STEIN et CIENKOWSKY, seule la tranche en est ciliée, les deux faces aplaties (faces *dorsale* et *ventrale*) étant glabres. Les deux extrémités antérieure et postérieure sont peu différenciées ; cependant, chez *Podophrya fixa* (fig. XL, p. 156 et fig. LXVII, p. 242) la première est d'ordinaire plus large et plus obtuse, tandis qu'à l'arrière proéminent quatre ou cinq tentacules incomplètement rétractés. Ce dernier caractère se retrouve chez la larve très semblable de *Podophrya Maupasii*, où, de plus, la ceinture vibratile est incomplète postérieurement, d'après MAUPAS (1876). Au contraire chez *Podophrya libera* (CARTER 1865 et MAUPAS 1876 et 1881) aucun signe distinctif ne paraît exister permettant d'orienter l'embryon ; chez *Podophrya Sandi* (voir fig. CV, p. 400) la larve serait même entièrement monaxone, le corps restant sphérique avec ceinture équatoriale.

C'est encore à la même série, qu'il convient de rattacher l'embryon ovalaire et jadis réputé lui aussi holotriche, de *Metacineta mystacina*. Par ses caractères de structure, il occupe un rang supérieur à celui des autres formes déjà citées appartenant à cette série. Ici la symétrie bilatérale s'accuse et l'extrémité antérieure est non seulement beaucoup plus large, mais aussi plus épaisse que l'extrémité postérieure. Les rangs de cils nombreux et légèrement obliques de l'avant à l'arrière, occupent presque toute la hauteur des faces latérales du corps et forment une ceinture complète. La zone adorale est représentée par huit à dix cils rigides et très lents à disparaître au cours de la métamorphose (voir fig. LII *a* à *e*, p. 186) implantés un peu en arrière de l'axe sur la face dorsale déclive, tandis que sur la face ventrale presque plane la ventouse de fixation se trouve reportée vers l'avant. Cette double déviation indiquerait que le corps a subi, dans son évolution à partir du type monaxone, à la fois un aplatissement dans le sens dorsiventral et un léger affaissement antéro-postérieur, comparable à celui des types de la deuxième série.

L'embryon moins bien connu d'*Urnula epistylidis* paraît avoir sa place à côté du précédent, par sa forme ovoïde et ses rangs de cils obliques qui couvriraient, dit-on, toute la surface du corps. HICKSON et WADSWORTH

ont revu récemment cette espèce (1909), mais pour ce qui concerne la structure de l'embryon, ils s'en tiennent aux données antérieures de Claparède et Lachmann (1858-60) dont ils reproduisent les figures sans y rien ajouter. Elles sont malheureusement tout à fait insuffisantes.

Parmi les diverses espèces du genre *Ephelota*, *E. gemmipara* semble être actuellement la seule dont les embryons soient décrits avec quelque détail ; les documents très fragmentaires que nous possédons au sujet d'autres formes telles qu'*Ephelota Bütschliana* (Ishikawa 1896), *E. Lacazei* (Gourret et Rœser 1887), etc., confirment simplement l'ensemble des faits établis à l'aide du type classique, sans permettre d'en déduire aucune notion nouvelle au point de vue morphologique. Toutes les données fondamentales concernant ce type d'embryons reposent sur la magistrale étude publiée par R. Hertwig (1876) et aux observations si scrupuleuses de l'éminent naturaliste, *pas une rectification n'est à faire aujourd'hui.* Les auteurs qui s'en sont occupés après lui (Fraipont 1877-78 ; Robin 1879 ; Keppen 1888 ; Sand 1901 ; enfin Martin 1909) n'ont ajouté que fort peu aux faits connus antérieurement et si j'ai pu moi-même préciser certains détails (1907, 1909 *b*, et en divers endroits dans le présent travail) je le dois avant tout aux ressources commodes d'une technique plus moderne.

L'embryon d'*Ephelota gemmipara*, tel qu'il est au moment où il vient de se libérer et jusque vers la fin de sa période de reptation, possède une forme assez complexe, irrégulière et parfois mamelonnée, que l'on ne saurait mieux comparer dans l'ensemble qu'à celle d'un grain de blé ou encore d'un grain de café reposant sur sa face plane (fig. XXXIX *a*, p. 151). Cette face ventrale, qui est souvent aussi repliée en gouttière dans le sens de sa longueur, porte seule la totalité des ceintures vibratiles ; l'embryon était donc classé comme « hypotriche ». La ciliation consiste en dix ou quinze ellipses concentriques, naturellement d'autant plus effilées qu'elles se rapprochent du centre ; ce qui fait qu'elles paraissent à première vue représenter des rangs de cils longitudinaux. Les plus externes sont parallèles aux bords mêmes de la face ventrale. Vers le foyer antérieur des ellipses, ou quelquefois plus près du milieu de leur axe diamétral, se trouve la ventouse fixatrice (*pôle basal* morphologique) entourée d'un rebord cuticulaire, le bourrelet « périscopulien » (voir fig. 101, pl. VI).

L'extrémité antérieure est en même temps plus haute et plus large que l'extrémité postérieure qui s'atténue progressivement. C'est là un

caractère commun de la larve d'*Ephelota* avec celle de *Metacineta*, voire même en partie avec celle des *Podophrya fixa, libera* et *Maupasii*. La principale différence consiste dans la position des rangs de cils, tous groupés ventralement. Or, il s'agit là d'une adaptation toute spéciale à la vie rampante et dont nous connaissons déjà deux exemples par ailleurs : chez *Stylocometes* (p. 146) et chez les *Ophryodendron* (*ibid.*). Cette position résulte de l'invagination profonde de la face inférieure, entraînant avec elle les rangs de cils qui sont tout d'abord latéraux chez l'embryon

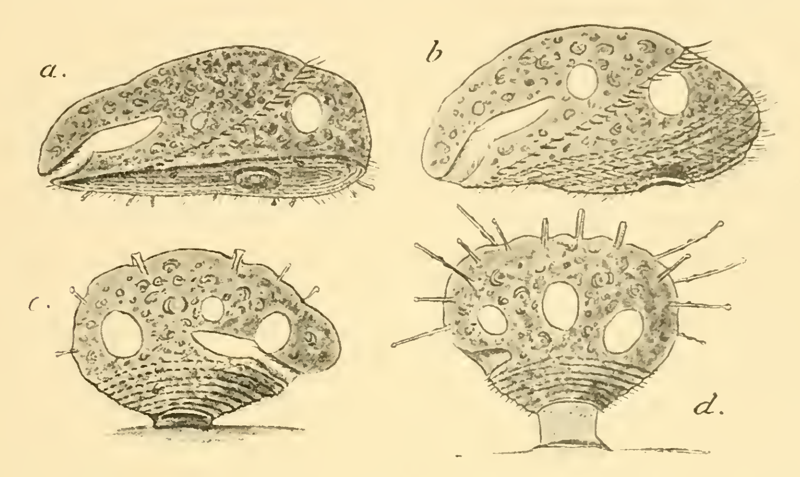


FIG. XXXIX. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG). (× 650), *viv.*; *a*, embryon prêt à se fixer; ventouse et ciliation ventrale avec cils en régression (pseudo-tentacules capités), zone adorale oblique; *b*, embryon anormal par dévagination précoce de la surface ventrale; *c*, contraction de l'embryon au moment de la fixation; *d*, exemplaire néofixé (stade de 10 minutes), avec deux sortes d'appendices et « cytostome » en régression (à gauche).

très jeune (fig. 97, pl. I) et ne deviennent nettement ventraux que par la suite du développement. Au contraire, dans la fixation (début de la métamorphose), la face ventrale se dévagine (fig. XXXIX *c*, et *d*) et les rangs de cils reprennent leur position primitive et sans doute ancestrale, à la partie inférieure des *flancs* du jeune individu. Il est curieux de comparer les deux figures citées avec celles relatives à l'embryon monaxone et typiquement « péritriche » d'une *Tokophrya* comme *T. infusionum* (fig. XXXI, p. 137) ou encore *T. cylopum* (fig. XXXII, p. 138).

Du reste, cet accord des phénomènes ontogéniques et d'une phylogénèse probable me paraît nettement confirmé par la rencontre accidentelle d'un cas d'anomalie : il s'agit d'un embryon de forme très régulière et très conforme au type, mais à face inférieure *complètement dévaginée pendant la période de nage*. Les rangs de cils y présentaient tout à fait

cette disposition ascendante et oblique qu'ils ont chez *Metacineta* ou chez certaines *Discophrya* (fig. XXXIX *b*).

Outre sa ciliation ventrale, l'embryon d'*Ephelota* possède encore dorsalement une rangée de gros cils espacés, à battement discontinu (serait-ce des membranelles ou membranules ?) que j'ai parfois, mais très rarement, retrouvés sur les coupes (voir fig. 100, pl. VI). Cette rangée forme un fer à cheval dont la partie convexe regarde vers l'avant, tandis que les deux branches descendent en obliquant de l'avant à l'arrière, et se rejoignent presque entre elles vers l'extrémité postérieure de la surface ventrale (voir fig. XXXIX *a* et *b*). C'est la « *Zone adorale* ».

Disons encore pour compléter la description de ce type larvaire important, que l'embryon contient deux à trois vacuoles irrégulièrement situées (mais dont l'une est à peu près constamment antérieure) ; de plus un macronucléus en crosse ou en fer à cheval, quelquefois rameux, et le plus souvent aussi trois micronucléi ; enfin, tout à fait à l'arrière se trouve la très curieuse invagination coudée, un peu déviée à gauche, mi-glabre et mi-ciliée, qu'Hertwig appelle le « cytostome ». Je ne m'étendrai pas ici sur la valeur morphologique de cet organe, interprétable uniquement par la phylogénèse (chap. XI, p. 319). On ne sait rien encore de son rôle fonctionnel qui ne semble pas, *a priori* devoir être très important ; peut-être agirait-il pour sécréter certains produits, comme paraissent l'indiquer les granules nombreux qui s'amassent contre sa paroi (fig. 100 et 101, pl. VI).

Après ce long exposé, nécessaire cependant, il ne nous reste plus pour en avoir fini avec les embryons de la quatrième série (qui représentent les types les plus hautement évolués du groupe entier), qu'à signaler brièvement la structure du genre *Hypocoma*. Il se compose, comme on sait, d'Acinètes qui demeurent toute leur vie à l'état d'embryons, se reproduisant et se nourissant ainsi sous cette forme larvaire, grâce à leur tentacule unique ventral. Leurs rapports morphologiques avec les larves d'*Ephelota* (surtout *E. gemmipara*) sont parmi les plus étroits qu'il soit permis de concevoir. Comme ces dernières, en effet, l'*Hypocoma* (quelle que soit son espèce) est un être aplati, plan-convexe et foncièrement bilatéral ; il est presque toujours (trois espèces sur quatre), lui aussi en « *grain de café* ». La ciliation ventrale est constituée également, comme chez *Ephelota*, par une série d'ellipses concentriques, un peu déviées toutefois à l'extrémité antérieure chez les espèces asymétriques ; aucune trace de « zone adorale » n'est connue jusqu'à présent. Plate (1888), dans une

de ses figures reproduite par BÜTSCHLI (1889, pl. LXXVII, fig. 2α) dessine tout à l'extrémité postérieure du corps d'*H. parasitica*, comme une légère fossette formée par un repli du tégument, et de laquelle il n'est pas question dans son texte. Si le détail est exact, peut-être y faut-il voir l'équivalent très régressé du « cytostome » d'HERTWIG chez les larves d'*Ephelota*. En tous cas, l'invagination existe (et cette fois très développée) chez une autre espèce du genre : *H. acinetarum*, parasite des Acinètes. (Pour une description plus complète et pour la très curieuse *asymétrie secondaire* caractéristique de l'espèce, ainsi que de *H. ascidiarum*, voir la partie systématique, p. 417 à 422, et les figures LXXVI, p. 274 ; CIX, p. 419 et CXI, p. 421).

En appendice à cette série, mais simplement comme *incertæ sedis*, mentionnons pour terminer les embryons rampants, amœboïdes et non ciliés, d'*Acineta Swarczewskyi* (« *A. gelatinosa* » SWARCZEWSKY 1908, *non* Buck). Ce cas unique de régression, sans homologue jusqu'à présent dans la série entière des Tentaculifères, s'explique assez bien je crois, comme une adaptation extrême au déplacement très lent, mais plus sûr, à la surface d'un hôte contractile : *Carchesium polypium*. Il convient, à ce propos, de remarquer que déjà CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-60) puis KEPPEN (1888) ont trouvé sur le même hôte une forme différente pourvue d'un embryon cilié plastique, à contours très déformables : *Tokophrya carchesii*. N'était l'état trop incomplet des renseignements laissés par SWARCZEWSKY sur la morphologie des adultes observés par lui, on pourrait dire dès à présent si la relation que j'invoque doit être interprétée comme simple fait de convergence, ou comme lien génétique. Cette seconde hypothèse ne me paraît pas, à tout prendre, la moins vraisemblable des deux.

B. PHÉNOMÈNES DU BOURGEONNEMENT.

Dans le chapitre qu'il consacre à la reproduction des Suceurs, BÜTSCHLI (1889, p. 1887 et suiv.) distingue, comme FRAIPONT et d'autres auteurs l'avaient déjà fait avant lui, trois modes de multiplication : 1° la *division libre* égale ou subégale ; 2° le *bourgeonnement externe* simple ou multiple ; 3° la *division ou bourgeonnement interne* (qui peut-être également simple ou multiple selon les cas) ; ces trois modes, donnant pareillement naissance à des larves ciliées, très différentes par leur aspect de l'adulte qui les produit, ne constitueraient d'ailleurs que trois « modifications » placées sur une même ligne évolutive, à partir d'un phénomène originel unique :

la fissiparité binaire égale des Infusoires ciliés. La concordance fondamentale résulterait du fait que « *la division a lieu vraisemblablement toujours dans le sens transversal* », tandis que la différence s'établit par dissemblance morphologique des deux produits de la division : celui d'en haut rétracte ses tentacules, se cilie et devient libre ; celui d'en bas reste fixé sans rien changer à son aspect. De ce stade initial on fait dériver facilement le bourgeonnement externe par une diminution de volume de l'individu inférieur ou *parent ;* puis le bourgeonnement interne par adaptation protective progressivement réalisée.

Telle est dans son ensemble et réduite à ses traits essentiels, la théorie très suggestive et limpide à première vue, proposée par BÜTSCHLI ; elle ne résiste cependant pas à l'examen approfondi et je lui ferai deux objections que je crois sans réplique :

1° La division n'a lieu « *transversalement* » chez les Ciliés que *par rapport à l'axe antéro-postérieur,* non pas à l'axe dorsiventral, comme chez les Acinètes. Ceci résulte clairement de ce qui a été dit au sujet de la symétrie (chap. I, p. 17) ; pour avoir une division de Cilié, l'Acinétien devrait se partager suivant un plan passant par l'axe du style, comme font tous les Discotriches. Nous verrons que tel est le cas dans la seule division fissipare véritable : la division des embryons ;

2° L'un des caractères essentiels du mode de reproduction par « *fissiparité* », (non seulement chez les Ciliés, mais chez d'autres Protozoaires, et chez les Métazoaires aussi : Cœlentérés, Planaires rhabdocœles, Annélides, etc.) est que tous les individus produits, soit par suite d'une division binaire, soit par division caténaire, *ont même orientation.* Or, chez les Acinètes, comme je l'ai énoncé à diverses reprises (**1907**, **1908**, **1909** *b*), après ISHIKAWA (**1896**) l'axe des embryons *est toujours orienté perpendiculairement à l'axe du parent.* Les exceptions (car il y en a), sont sans doute seulement apparentes, ou tiennent à des raisons morphologiques spéciales, non encore approfondies. Il serait peut-être exagéré de dire avec les grammairiens qu'elles « confirment la règle ; » elles ne l'infirment certainement pas.

Le « *bourgeonnement* » des Acinètes constitue donc un mode de reproduction spécial, sans autre équivalent, je crois, chez les Protozoaires, et caractérisé par deux faits : 1° la dissemblance morphologique du parent et de l'embryon, ce dernier ayant à subir une *métamorphose* pour se transformer en adulte ; 2° l'orientation perpendiculaire de ces deux organismes, de sorte que les diverses générations « naissent l'une sur l'autre

à angle droit » (COLLIN 1909 *b*). En dehors des Protozoaires, nous trouvons des exemples tout à fait comparables chez les Cœlentérés qui se multiplient par bourgeonnement ; qu'il suffise de rappeler le cas classique des Hydres et celui de certaines méduses à manubrium prolifère : *Sarsia*, *Lizzia*, etc.

L'hypothèse que la division fissipare puisse jamais donner naissance à des larves ciliées (chez les Suceurs adultes) étant ainsi définitivement écartée, les phénomènes de bourgeonnement se grouperont d'eux-mêmes en deux catégories : bourgeonnement externe et bourgeonnement interne. Le premier de ces deux modes est sûrement *plus simple*, au point de vue morphologique ; s'en suit-il pour autant qu'il soit *plus primtif*, comme le croyait BÜTSCHLI (1889, p. 1889) ? Je laisserai pour le moment la question sans réponse ; car l'examen en sera fait, avec plus d'à propos, au chapitre qui traite du développement phylogénique (chap. XI, p. 326).

1° Bourgeonnement externe.

Nous commencerons l'étude du bourgeonnement externe par un cas un peu spécial, invoqué jusqu'ici à tort comme exemple classique de « fissiparité transverse » : la division à l'état libre, dans le genre *Podophrya*. Nous y trouverons sans peine tous les caractères distinctifs du bourgeonnement typique des Acinètes, tel qu'il vient d'être défini.

Soit en particulier *Podophrya fixa* (c'est l'espèce dont la reproduction est le plus anciennement connue, et la seule également que j'aie bien étudiée). Le corps commence par s'allonger dans le sens de l'axe morphologique, c'est-à-dire suivant l'axe du style, si l'exemplaire en possède un, car sa présence est inconstante chez les *Podophrya*. Ce stade qui correspond exactement à la « croissance de division » (Theilungswachsthum) des Infusoires ciliés, est ici l'équivalent de la hernie cytoplasmique qui s'opère en un point localisé de la face apicale, dans la reproduction des autres Acinètes. Le corps s'étrangle alors à peu près en son milieu et le noyau lui-même se divise. C'est alors seulement, un peu plus tôt, un peu plus tard selon les exemplaires, que la moitié supérieure (ou futur embryon) rétracte ses tentacules et se garnit de cils.

Les auteurs, depuis MAUPAS (1876), ont toujours interprété ce dernier phénomène comme un « passage à l'état mobile », indépendant de la division ; en réalité, malgré l'absence de synchronisme étroit, il fait partie intégrante du bourgeonnement lui-même. D'une façon à peu près constante, les cils se différencient bien avant que le corps de la larve se

soit détaché du parent ; ils naissent près du pôle supérieur d'abord, puis s'étendent progressivement sur les faces latérales (voir fig. LXVII *a*.

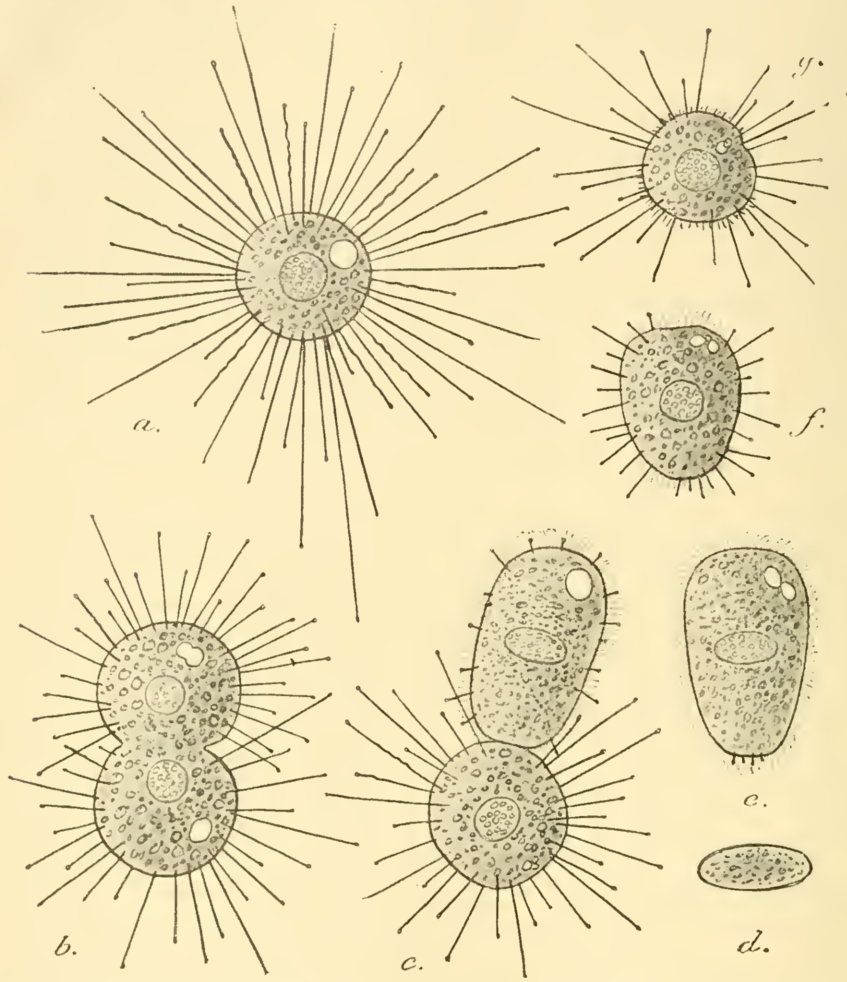


FIG. XL. *Podophrya fixa* (O. F. MÜLLER), × 450, *viv.* ; forme astyle à facies de *Podophrya libera* ; *a*, exemplaire libre à longs suçoirs mobiles ; *b*, exemplaire en bourgeonnement (pseudofissiparité) ; *c*, différenciation de l'embryon ; *d*, coupe optique perpendiculaire au plan des couronnes vibratiles, pour montrer l'aplatissement (cils non représentés) ; *e*, embryon nageant (noyau transverse ellipsoïde, vacuole contractile en bissac, tentacules postérieurs) ; *f*, *g*, deux phases de la métamorphose et régression des cils ; en *g* (dessin réduit) enfoncement compensateur en face de la vacuole.

p. 242). Ils m'ont paru former, chez *Podophrya fixa* (mais pas toujours avant la séparation de l'embryon) une ceinture ciliée complète (1).

(1) Je n'ai pas vu ici la trace de la *gouttière invaginée* où se forment les rangs de cils, d'après les descriptions et figures de MAUPAS (**1876**), chez *Podophrya libera* et *P. Maupasii*. La formation de cette gouttière qui se dévagine ensuite, est un phénomène très fréquent au cours du bourgeonnement ; voir pour autres exemples : *Ephelota gemmipara* (p. 159), *Tokophrya quadripartita* (p. 168), *Acineta papillifera* (p. 173).

Puis le corps s'aplatit dans le plan des couronnes vibratiles (plan *équatorial* de la larve), tandis que les tentacules achèvent de se rétracter (fig. XL *c* et fig. LXVII *b*). A ce moment même, le noyau qu'on aperçoit distinctement sur les individus transparents, s'étire en ovoïde dans le sens transversal, soit perpendiculairement au grand axe (antéro-postérieur) de la larve ; ce changement de forme à peu près instantané correspond aux nouvelles conditions d'équilibre réalisées dans le corps cellulaire et démontre mieux qu'aucun autre fait la plasticité du noyau (chap. II, p. 66) (1). L'état se conserve en effet pendant toute la période mobile de la larve ciliée (fig. XL *e*), mais dès que celle-ci s'arrête pour devenir adulte et se contracte en sphère, le noyau lui aussi est promptement sphérique (fig. XL *f*).

Dans le genre *Sphærophrya*, soit chez les formes libres, soit chez les formes parasites, le bourgeonnement présente un aspect presque identique à celui qui vient d'être décrit, sauf que la taille de l'embryon est souvent plus petite que la taille du parent. Le phénomène du « changement d'axe » (orientation perpendiculaire de la larve) est particulièrement net chez *Sphærophrya stentoris*, d'après les figures de STEIN (1867, pl. VIII, fig. 7 et 8) et *Sphærophrya magna*, d'après les figures de MAUPAS (1881, pl. XIX, fig. 2 et 3). La première des deux espèces est d'ailleurs intéressante par la transition ménagée qu'elle fournit du bourgeonnement externe au bourgeonnement interne (voir BÜTSCHLI 1889, p. 1899).

Le mode de reproduction d'*Urnula epistylidis* et de *Metacineta mystacina* ne se distingue guère que par ce fait que le plan de division y est presque toujours très oblique ; si, peut-être, pour *Urnula*, il reste à invoquer l'idée d'un déplacement possible de l'axe du parent par rapport au grand axe de la loge, à cause de l'insertion excentrique des suçoirs (BÜTSCHLI 1889, p. 1891), la même explication ne saurait convenir pour le corps symétrique et radiaire de *Metacineta*. J'ai moi-même suivi plusieurs fois toutes les phases de la division chez cette dernière espèce, sans avoir rien à ajouter aux excellentes descriptions et figures publiées par BÜTSCHLI (1876 et 1889, pl. LXXVIII, fig. 4 *a* et *b*).

A lui seul, au contraire, le genre *Paracineta* fournit tout une série

(1) Ce phénomène n'est pas signalé par MAUPAS (1876) chez *Podophrya libera*, mais ses fig. 10 et 11 (Pl. XVII) le montrent fort nettement chez *P. Maupasii*. Citons encore le noyau elliptique et transverse de certains *Selenidium* qui devient claviforme quand le corps de la Grégarine s'enroule (pression prépondérante du côté qui est tourné vers l'axe de l'enroulement) ; si l'on gonfle au contraire le corps en milieu hypotonique, comme je l'ai très souvent essayé à Roscoff sur le beau *Selenidium d'Andouinia tentaculata* (voir LÉGER, 1892, Pl. V, fig. 1), le noyau devient sphérique, sans doute par accroissement de sa propre tension vis à vis du cytoplasme.

d'exemples fort curieux, depuis les cas les plus typiques de bourgeonnement externe, jusqu'au bourgeonnement interne.

Greeff (**1868**) a décrit, chez *Paracineta patula*, les divers stades du phénomène d'une manière assez précise, tandis que Claparède et Lachmann (*Etudes* III, pl. V, fig. 17), n'ayant aperçu l'embryon qu'à l'instant même de sa libération, ont cru à tort qu'il s'agissait d'un embryon interne. La première phase consiste dans l'apparition à la face apicale du parent, souvent un peu latéralement (fig. xli *a*), d'une éminence de cytoplasme

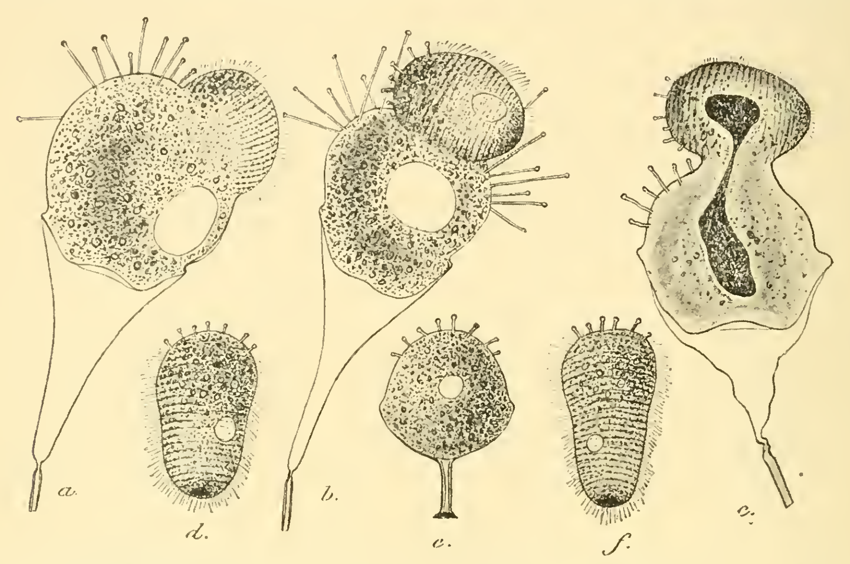


Fig. xli. *Paracineta patula* (Cl. et L.), × 500; *a, b, d, e, f, in vivo; c*, après coloration; *a, b, c*, 3 stades du bourgeonnement; *d* et *f*, embryons libérés avec cils et tentacules; *e*, individu néofixé.

clair destinée à fournir le corps du futur embryon. Celui-ci se couvre bientôt de rangées de cils nombreuses, transversales par rapport à son axe, tandis qu'à son pôle apical (orienté à gauche sur mes fig. xli *b* et *c*) naissent de courts tentacules. Greeff les dit hérités du parent, mais je les crois néoformés (1). Dans la suite, la hernie se pédiculise, entraînant une partie du noyau et l'embryon mûr se détache (fig. xli *d*).

Chez *Paracineta vorticelloïdes*, le phénomène doit avoir lieu d'une manière très semblable, d'après l'unique figure de Sand (**1901**, pl. VIII, fig. 1); chez *P. homari* et chez *P. crenata*, il existe un mode fort curieux découvert par le même auteur (**1901**, pl. I, fig. 2, pl. XXIII, fig. 7 et 11) chez la première des deux espèces, revu par moi (**1911**, fig. XXVII *a*,

(1) Les *Podophrya*, peut-être aussi les *Sphaerophrya*, sont à ma connaissance les seuls Acinétiens chez lesquels les suçoirs semblent passer directement du corps de l'individu reproducteur au corps de la jeune larve.

p. 469 et ici même : fig. II *c*, p. 26) chez l'une et l'autre et que je nommerai *bourgeonnement demi-externe*. On voit tout d'abord se creuser en un point défini de la face apicale, d'ordinaire excentriquement, une fossette ovalaire, bientôt garnie de rangs de cils parallèles et situés transversalement par rapport au grand axe ; puis, comme le dit SAND (**1901**, p. 92), « le cytoplasme y fait hernie, se coiffe de la membrane ciliée de la cavité et la retourne comme un doigt de gant : l'*embryon* est devenu un *bourgeon* qui se pédiculise et s'étrangle peu à peu ». Enfin, chez *Paracineta limbata*, toutes les phases du développement m'ont paru avoir lieu dans le corps du parent, mais je n'ai pas suivi encore le détail du processus qui pourrait offrir sans doute des caractères de transition tout spécialement intéressants. La recherche mérite d'être un jour entreprise.

Telle est, pour le moment, la presque totalité des cas de bourgeonnement externe *simple*. Quant au bourgeonnement *multiple*, on ne le connaît encore que chez deux genres seulement (les g. *Ephelota* et *Podocyathus*) qui composent à eux seuls une famille bien distincte et très spécialisée : les EPHELOTIDAE.

Prenons d'abord pour type l'espèce classique : *Ephelota gemmipara* (HERTWIG **1876**) et poussons aussi loin que possible l'analyse des phénomènes ; nous verrons dans la suite par quels caractères se distingue le bourgeonnement des autres formes. Les premiers rudiments des bourgeons apparaissent comme autant d'éminences de cytoplasme clair, rangées en cercle autour de la face apicale, en dedans des tentacules (fig. 40, pl. III). On y distingue de très bonne heure une face plus aplatie (face *ventrale* de l'embryon), tournée vers l'axe du parent et une face extérieure plus convexe (face *dorsale*) ; sur la limite entre les deux, mais plutôt ventralement (fig. 97, pl. VI), se différencient les couronnes vibratiles, arceaux concentriques à concavité supérieure, qui deviendront plus tard des ellipses fermées. La face libre du bourgeon sera le pôle *antérieur* de la larve et sa face adhérente sera le pôle *postérieur*. Cette partie est entourée, comme l'avait déjà vu HERTWIG, par un rebord saillant, (surtout net à l'extérieur : même figure), que l'on peut également bien interpréter comme une tendance actuelle vers le bourgeonnement interne, ou comme souvenir ancestral de ce même phénomène.

Sur un embryon plus âgé, tels que ceux de la figure XLII *a*, *b*, *c*, (p. 160) ou de la figure 98 (pl. VI), toute la région de la face ventrale qui correspond à l'insertion des ceintures vibratiles s'invagine profondément en une gouttière arquée, suivant la forme des rangs de cils eux-mêmes (voir la

coupe transversale, fig. 103, qui se rapporte à un embryon de même âge exactement que celui de la figure XLII *c*). A ce moment, on aperçoit déjà, au centre de la face ventrale (*pôle basal* morphologique) les premières traces de la gerbe de sécrétion qui donne naissance au pédoncule et, plus bas, l'ébauche très distincte du « *cytostome* ».

Dans la suite, à mesure que l'embryon grandit (fig. 99 à 101) la gout-



FIG. XLII. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG), *a* et *b*, 2 phases de la concentration nucléaire, au début du bourgeonnement, et migration partielle des micronucléi dans le corps des embryons. (prép. totales au carmin boracique, × 380) ; *c*, noyau fibreux plus condensé et structure des embryons (coupe sagittale submédiane, safranine-lichtgrün, × 570).

tière s'aplanit et peu à peu se dévagine ; la ventouse de fixation se différencie également et enfin, au dernier stade, la masse de sécrétion se condense en un cône granuleux compact étroitement appliqué au bourrelet cuticulaire. On aperçoit, dès longtemps avant la libération, çà et là sur la face dorsale, le début des filaments ravisseurs, encore très peu proéminents, mais bien reconnaissables, grâce à leur fil axial (fig. 100 à 102). En même temps paraît l'ébauche des suçoirs vrais (fig. 101, 102) et, par suite de l'étranglement qui s'accentue toujours à son pôle postérieur adhérent, l'embryon se libère bientôt.

Je n'ai pu suivre en entier les phases du processus sur un même exemplaire maintenu entre lame et lamelle ; l'altération survient trop vite chez cette espèce très délicate. Pour leur accomplissement total, ROBIN (**1879**) estime qu'il faut de 2 h. ½ à 3 heures, ce qui est peut-être un peu court, d'après les documents d'ailleurs très incomplets que je possède sur ce point ; la chose mérite d'être éclaircie.

Je n'insisterai pas ici sur le rôle du noyau au cours du bourgeonnement, ayant déjà décrit plus haut (chap. II, p. 90) cette « *amitose multipolaire* ». Je rappellerai seulement l'existence bien établie du « stade de concentration » qui ne permet plus d'attribuer aux rameaux macronucléaires d'avant la division le rôle d'organes directeurs que leur conférait HERTWIG. Ce n'est point leur place et leur nombre qui indiquent à l'avance et la place et le nombre des futurs embryons, car il n'y a pas, entre les deux, concordance nécessaire ; et d'autre part, ils disparaissent au cours du stade en peloton ; ils subissent une évolution régressive pendant que les bourgeons progressent. Ici donc comme ailleurs (*in* BÜTSCHLI **1889**, p. 1889 et 1893), *c'est le plasma et non le noyau qui commence la division* (voir fig. XLIII p. 161 et XLIV, p. 162).



FIG. XLIII. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG), × 500. *a*, grand exemplaire en bourgeonnement, à noyau condensé ; un pointement se dessine vers le corps de chaque embryon (vue oblique, latéro-apicale) ; *b*, embryon vu de profil (coupe optique submédiane).

Tel est le processsus normal de la reproduction par embryons ciliés, chez *E. gemmipara.* Il nous reste à examiner toutefois un certain nombre de questions connexes, ne rentrant pas dans le cadre des faits déjà cités. D'une part, FRAIPONT, qui n'admettait à tort qu'une seule rangée de cils au bord même de la face ventrale, expliquait les stries concentriques dont celle-ci est parcourue comme la trace de fins *myonèmes.* Mes figures

montrent l'existence des cils d'une manière indubitable sur la face ventrale entière, à l'exception toutefois de la région médiane où se développera la papille destinée à former ventouse de fixation (voir fig. 97 et suiv.). D'autre part, SAND (**1901**, p. 382) assure avoir observé un mode de

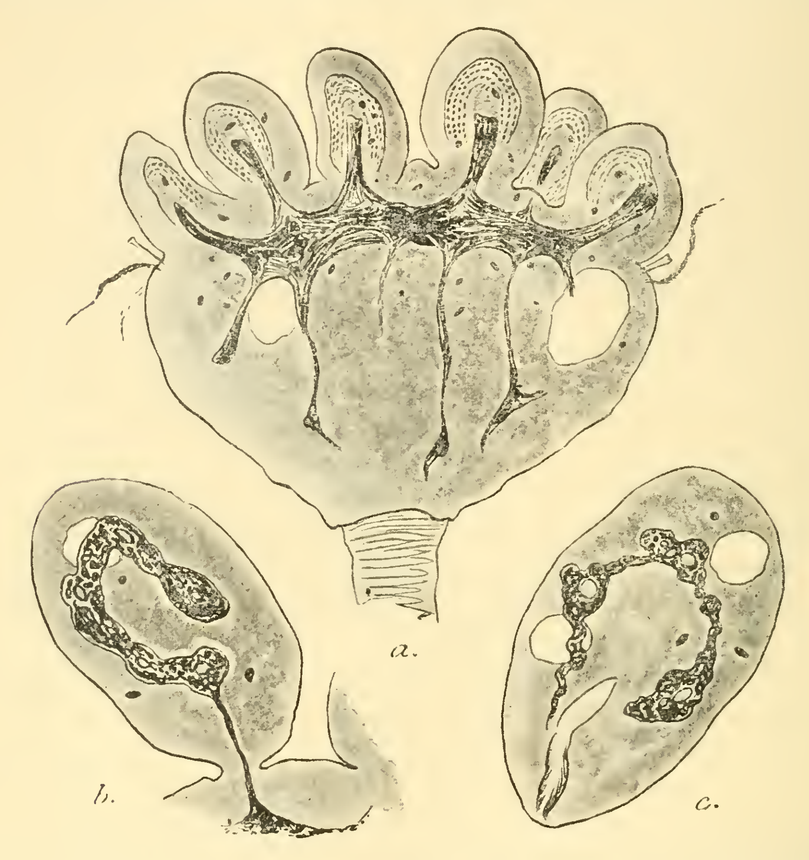


FIG. XLIV. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG), prép. totales au carmin boracique ; *a*, coupe optique submédiane d'un exemplaire en bourgeonnement, passant par la face interne (ou ventrale) des embryons ; diverticules nucléaires obtus allant à ces derniers ; *b* et *c*, embryons plus âgés, l'un en voie de libératiou et l'autre libéré déjà, vus par la face dorsale (en *c*, le cystostome est aperçu par transparence) ; *a* = × 500 ; *b* et *c* = × 730.

bourgeonnement très spécial, non conforme à celui décrit par les auteurs : « Au milieu des tentacules, dit-il, se forme non pas un bourgeon, mais deux bourgeons qui grandissent parallèlement en s'éloignant de la surface du corps, puis se rejoignent pour former un fer à cheval » ; « celui-ci se creuse et dans la cavité prennent naissance des cils nombreux disposés en rangées régulières ». Les figures qu'il invoque (fig. 7, 8, 9, pl. XIV) et qui représentent, dit-il, les transformations successives

d'un seul et même bourgeon observées *in vivo* (p. 423), ne me paraissent aucunement justifier cette assertion étrange. Au premier stade (fig. 7) le corps de l'embryon est manifestement unique et tout à fait semblable à la forme observée par moi-même (fig. XLIII *b*, p. 161) aux stades correspondants ; rien absolument n'indique une origine double. Plus tard (fig. 8) SAND dessine une extrémité supérieure tronquée, en apparence bifide et à coup sûr très différente de tous les aspects normaux rencontrés par HERTWIG, par FRAIPONT et par moi ; je ne puis interpréter ce stade

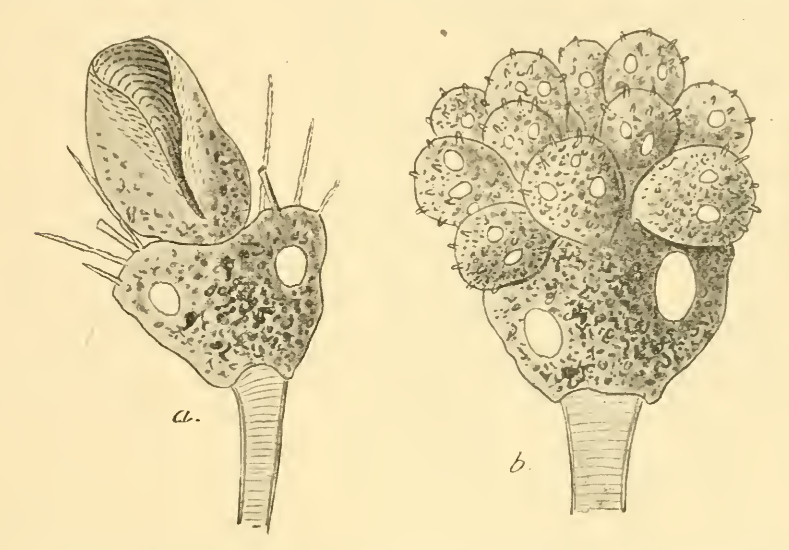


FIG. XLV. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG) × 500 ; *a*, exemplaire de Roscoff avec gros embryon unique de forme très aberrante (en oublie) ; *b*, exemplaire avec 13 à 15 « bourgeons tentaculés » de ROBIN. (*in vivo*).

que comme une forte contraction de tout le pôle antérieur, sous l'influence sans doute des conditions mauvaises où se trouvait l'embryon pendant cette longue observation (les stades ont été pris de deux heures en deux heures, est-il dit, p. 423, et l'espèce est fort délicate, ainsi que j'ai pu m'en rendre compte). Enfin, sur la figure 9 de SAND (peut-être après renouvellement du liquide de la préparation), la jeune larve a repris un aspect plus voisin de la structure habituelle et son pôle antérieur, une fois décontracté, forme une courbe régulière en dôme, comme sur les exemplaires normaux; seul le volume exagéré des vacuoles témoigne d'un certain malaise d'asphyxie commençante. (Pour la prétendue division de ces derniers organes et leur transmission directe du parent à l'embryon, représentée aussi sur la figure de SAND, voir chap. II, p. 58).

Sur la question des myonèmes concentriques invoqués par FRAIPONT,

retrouvés plus tard par Plate (1888) chez une espèce d'*Hypocoma* (*H. parasitica* Gruber), je n'ai pu arriver encore à une certitude absolue : d'une part, chez les embryons d'*Ephelota gemmipara* (fig. 98 à 103, pl. VI), d'autre part, chez *Hypocoma acinetarum* Collin (fig. 49, pl. III), on aperçoit nettement sur coupes, surtout sur les sections un peu obliques (voir la dernière figure citée) une série très constante de bâtonnets très colorables au-dessous des rangs de cils ; leurs dimensions sont trop fortes pour qu'il s'agisse de grains basaux et, sur les exemplaires rencontrés tangentiellement, on peut les suivre sur un parcours plus ou moins long, comme rubans continus, non décomposables en granules, même aux forts grossissements. Ils ne paraissent pas exister sur la ligne ventrale médiane, postérieurement à la ventouse. Ce sont sans doute les myonèmes.

Enfin, j'ai trouvé à Roscoff, sur un Hydraire provenant d'un rocher très battu par la vague (Roches Duon), un Acinète en bourgeonnement dont je reproduis la silhouette (fig. XLV *a*) ; par ses caractères de structure le parent ressemblait tellement à n'importe quel exemplaire d'*Ephelota gemmipara* que je ne puis pas hésiter à l'identifier pleinement avec cette dernière espèce. Cependant l'embryon (même fig.), mesurant environ 62 × 38μ, c'est-à-dire les dimensions d'un grand embryon normal, était d'aspect tout différent : il était comme roulé « en oublie », au lieu d'être simplement concave, et sur toute sa face ventrale, *non ouverte en arrière*, de nombreux rangs de cils s'étalaient avec la disposition normale en ellipses concentriques. Aucune trace de tentacules. Il s'agit là, à mon avis, d'une forme involutive, due peut-être aux conditions très spéciales du milieu, et qui, probablement, n'eût pas été viable.

Robin a signalé (1879), en dehors des embryons ciliés décrits par Hertwig et Fraipont, d'autres bourgeons externes *tentaculés et non ciliés*, de forme ovoïde ou pyramidale, constituant pour *E. gemmipara* un deuxième mode reproducteur. Ils reposent, dit-il, sur le corps du parent par un mince *pédicule formé de substance « homogène ou à peine grenue », mais non pas « tubuleux » comme celui des adultes.* Comme l'auteur ajoute, d'autre part, en parlant des mêmes bourgeons, que le style « *est la seule partie constituante dont ils manquent pour être semblables à leur générateur* », on peut en conclure hardiment que le pédicule décrit n'est autre chose que l'isthme protoplasmique par lequel ils se relient à l'organisme maternel.

Sand a revu ces gemmes tentaculées (1901, p. 383) et considère

(p. 384) qu'un tel mode reproducteur « établit toutes les transitions entre la scissiparité et le bourgeonnement » proprement dit ; il confirme à nouveau l'*absence totale de cils.* Il note aussi, par ailleurs (p. 388) le développement progressif d'un pédoncule par lequel ces embryons se fixent latéralement sur le style du parent, donnant ainsi naissance à ces ensembles rameux, d'aspect pseudo-colonial, que SAND lui-même (1895) avait nommés à tort antérieurement « *Dendrophrya gemmipara* » ; il néglige malheureusement d'indiquer *en quel point* précis du bourgeon se développe le pédoncule.



FIG. XLVI. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG) × 650 : exemplaire pourvu de 4 « bourgeons de ROBIN » non encore libérés ; dégénérescence du noyau à l'intérieur de ces derniers (prép. totale au carmin boracique)

J'ai rencontré moi-même, bien qu'assez peu fréquemment, (fig. XLV *b*) ce même mode reproducteur et je suis en mesure, je crois, d'établir sa valeur morphologique d'une façon définitive : il s'agit, sans aucun doute possible, d'*embryons abortifs.* D'une part, j'a vérifié, comme le demandait BÜTSCHLI (1889, p. 1894), les rapports génétiques entre le noyau de ces embryons et le noyau du parent (fig. XLVI, p. 165), ce qui exclut toute hypothèse relative au parasitisme. D'autre part, j'ai rencontré sur coupes (par exemple, fig. 48, pl. III) différents stades intermédiaires entre les embryons normaux et ceux à ciliation complètement régressée ; leur principal caractère consiste dans l'*atrophie de la face ventrale* par rapport à la face dorsale de beaucoup prépondérante, et si les tentacules se développent davantage chez de tels embryons, c'est simplement parce qu'ils restent *plus longtemps sur le parent.* KEPPEN a vu (1888, p. 64) les ten-

tacules se montrer pendant la période de nage, chez les embryons normaux d'*Ephelota gemmipara* et je les ai rencontrés (fig. 100 à 102, pl. VI) en voie de développement dès avant la libération.

Du reste, Sand connaissait ces embryons à face ventrale atrophique et à ciliation régressée, mais non totalement disparue ; il les décrit même quelque part (p. 382) d'une façon très reconnaissable. Mais, faute d'avoir sans doute observé leur origine, il n'a saisi leurs rapports ni avec les embryons normaux, ni avec les « gemmes tentaculées » découvertes par Robin. Le cône cilié dit « latéral » (?) et orienté comme tel sur l'unique figure qu'il en donne (pl. XVI, fig. 10) correspond en réalité au pôle basal réduit d'un embryon tentaculé. Je ne saurais dire encore quelle est la cause physiologique de ces curieuses anomalies dans l'acte reproducteur ; mais j'incline fort à supposer que l'origine en devra être recherchée dans l'épuisement sénile de l'organisme du parent. Ceci pour trois raisons : 1° l'apparition toute sporadique du phénomène, les exemplaires atteints se trouvant parmi un grand nombre d'autres à reproduction normale (fait déjà constaté par Robin et par Sand) ; 2° la libération tardive de ces « gemmes » atrophiques qui ressemblent beaucoup aux « embryons non libérés » se développant sur le parent, chez les Acinétiens amenés au stade de *dépression* par culture intensive (Collin, **1911**) ; 3° enfin, l'état de leur noyau très souvent fragmenté ou réduit, ou même totalement absent (voir fig. XLVI, p. 165) (1).

Le bourgeonnement des autres espèces du genre paraît ressembler beaucoup à celui d'*Ephelota gemmipara* ; ainsi pour *E. sessilis* (fig. CVII, p. 415), *E. Lacazei*, *E. crustaceorum*, *E. coronata*. Chez l'espèce japonaise, *Ephelota bütschliana*, Ishikawa (**1896**) décrit deux sortes d'embryons : d'une part, des bourgeons antérieurs elliptiques à face ventrale ciliée concave, à face dorsale convexe tentaculée (ce sont là bien certainement les embryons normaux) ; d'autre part, des corps reproducteurs de forme assez semblable à celle des précédents, mais à face ventrale et ciliation réduites, à tentacules plus développés, correspondant par conséquent de la façon la plus exacte aux embryons de Robin chez *E. gemmipara*. Leur interprétation se complique ici du fait qu'ils ont un pédoncule *courbé à angle droit*, c'est-à-dire dirigé d'abord suivant l'axe morphologique de l'embryon (donc perpendiculaire à l'axe du parent), puis remontant de bas en haut, (parallèlement à ce dernier axe). L'auteur remarque, chose étrange,

(1) Le quatrième bourgeon, situé à l'arrière-plan de la figure et visible en partie seulement, est tout à fait anucléé.

que la courbure nécessitée par la croissance même du style quand les embryons sont nombreux (il y en a jusqu'à seize à la fois), se reproduit, par suite d'hérédité fixée, quand il n'y a qu'*un* embryon.

Etant donné d'une part que l'on n'a pas suivi, dans leur sort ultérieur, ces derniers embryons ; d'autre part, qu'ISHIKAWA ne dit point avoir rencontré d'adultes à style ainsi coudé et que l'on conçoit mal aussi comment s'opérerait le redressement spontané d'un tube cuticulaire une fois incurvé, on est conduit à se demander *si ces larves sont viables, ou si plutôt elles ne dégénéreraient point, aussitôt après qu'elles se sont détachées du parent.* La dernière hypothèse me paraît d'autant plus probable que je ne puis me représenter d'aucune façon logique comment un embryon déjà pédonculé parviendrait à se fixer, sans l'aide d'une sécrétion visqueuse, *expulsée à l'instant même* ; or, ISHIKAWA constate (comme on pouvait d'ailleurs aisément s'y attendre), que la plaque basilaire est formée dès l'origine du style (1).

Chez *Podocyathus diadema*, SAND a reconnu la présence d'un bourgeonnement simultané multiple, très semblable à celui d'*Ephelota gemmipara*. Il décrit (**1901**, p. 94, 328 et 393) ces embryons tentaculés « en forme de semelle », comme étant très aplatis dans le sens dorsiventral et totalement privés de cils. Je les ai revus à Roscoff (fig. CVIII *c*, p. 416) ainsi que les jeunes individus qui en proviennent par fixation indépendante sur l'Hydraire hôte (fig. CVIII *d*), mais sans approfondir aucun détail de leur structure intime ; il me paraît au moins probable qu'on trouverait, sur coupes, un rudiment plus ou moins net des ceintures locomotrices et de la ventouse basale. Du reste, sont-ils bien le seul mode reproducteur de cette espèce intéressante ? SAND a parlé aussi (**1901**, p. 246) de « bourgeons multiples ciliés » chez *Discophrya Lyngbyei ;* mais comme cette même espèce se reproduirait de plus par embryons internes (CLAPARÈDE et LACHNMAN, Etudes III, pl. I, fig. 9) je crains qu'il n'y ait eu confusion avec quelque *Ephelota*. De nouvelles recherches s'imposent.

2° Bourgeonnement interne.

Comme l'a bien remarqué BÜTSCHLI (1889, p. 1895) le mode de repro-

(1) Le savant japonais décrit, tout autour de la plaque basale, une couronne de « fins cils vibratiles » ondulant lentement, chez les deux formes d'embryons, phénomène qui paraît tout à fait inadmissible au point de vue cytologique, des cils ne pouvant aucunement subsister sur un organe cuticulaire inerte, loin de tout cytoplasme. Je ne doute pas un seul instant qu'il ne s'agisse de *Schizophytes* — (Spirilles ou Spirochètes) vivant là en parasites ; de semblables confusions ont été faites ailleurs et déjà rectifiées : voir LÉGER (**1902**) au sujet des « cils vibratiles » qu'avait décrits VIGNON (**1899**) dans l'intestin d'un Arthropode (larve de Chironome), et la très intéressante découverte faite par FAURÉ-FREMIET (**1909**) d'un revêtement spirillaire complet chez une Trichodine réputée jusqu'alors « aberrante » : *Trichodina paradoxa* (CL. et L.).

duction par embryons internes est de beaucoup le plus répandu dans le groupe des Suceurs. Dans la classification adoptée au cours de ce travail, il caractérise d'une manière exclusive les cinq premières familles (ACINETIDÆ, DISCOPHRYIDÆ, DENDROSOMIDÆ, DENDROCOMETIDÆ, OPHRYODENDRIDÆ), tandis que le bourgeonnement externe ne se rencontre que chez deux seulement (PODOPHRYIDÆ, EPHELOTIDÆ) et la fissiparité vraie chez une seule (HYPOCOMIDÆ).

D'autre part, le phénomène se déroule chez toutes les espèces et genres avec une très grande uniformité, de sorte que l'on retrouve partout dans ses traits essentiels le processus fondamental et classique décrit pour la première fois par BÜTSCHLI (1876) chez *Tokophrya quadripartita.* Les différences ne portent que sur des caractères variables et secondairement acquis.

En étudiant tout récemment *T. quadripartita*, FILIPJEV (1910) a ajouté, entre autres faits intéressants : 1° l'explication de la papille saillante observée par BÜTSCHLI au sommet du corps du parent, pendant le bourgeonnement, et qui provient, dit FILIPJEV, de l'extensibilité plus grande du tégument ectoplasmique, tout autour du point même où l'invagination s'opère (vérifié *in vivo*, par compression légère) ; 2° l'invagination profonde des ceintures vibratiles au début de leur formation et la présence en cet endroit d'une bande ou cordon de cytoplasme condensé, plus colorable, que j'ai revu aussi sur mes préparations et que je comparerais volontiers à une sorte d' « *archoplasma* », homologue à celui au sein duquel se différencient les irradiations polaires, dans une division mitotique ; 3° enfin, une définition plus précise de l'orientation de l'embryon dans le corps du parent. Sur ce dernier point, FILIPJEV admet pleinement ma théorie sur l'orientation perpendiculaire des deux axes maternel et larvaire (COLLIN 1907 et 1908) (1).

Chez les autres espèces du genre, telles que *Tokophrya cyclopum* (fig. XXII *a* à *d*, p. 113) et *T. infusionum* (fig. XIV *c*, p. 92) mes propres observations ne font guère que confirmer les descriptions et les figures déjà données par les auteurs (STEIN 1851 et 1854, DANGEARD 1890, SCHEWIAKOFF 1893). J'ai montré cependant (COLLIN, 1908), pour la première de ces deux formes, et aussi pour *Choanophrya* dont le bourgeonnement est très semblable (fig. XLVII, p. 169), que l'invagination qui a lieu au sommet du corps entraîne, en se formant, la vacuole pulsatile unique jusque dans

(1) Sur une différence de détail entre mon interprétation et celle de l'auteur russe, qui ne peut être discutée qu'en étudiant la fixation, voir plus loin (p. 182).

la partie profonde de l'Infusoire. La cavité embryonnaire une fois différenciée, le canal excréteur s'ouvre donc à l'extrémité d'un diverticule de celle-ci, la partie antérieure servant seule à former l'embryon. Les deux parois s'écartent davantage à chacune des contractions, sous la poussée du liquide que la vacuole expulse, puis s'affaissent de nouveau pendant la diastole.

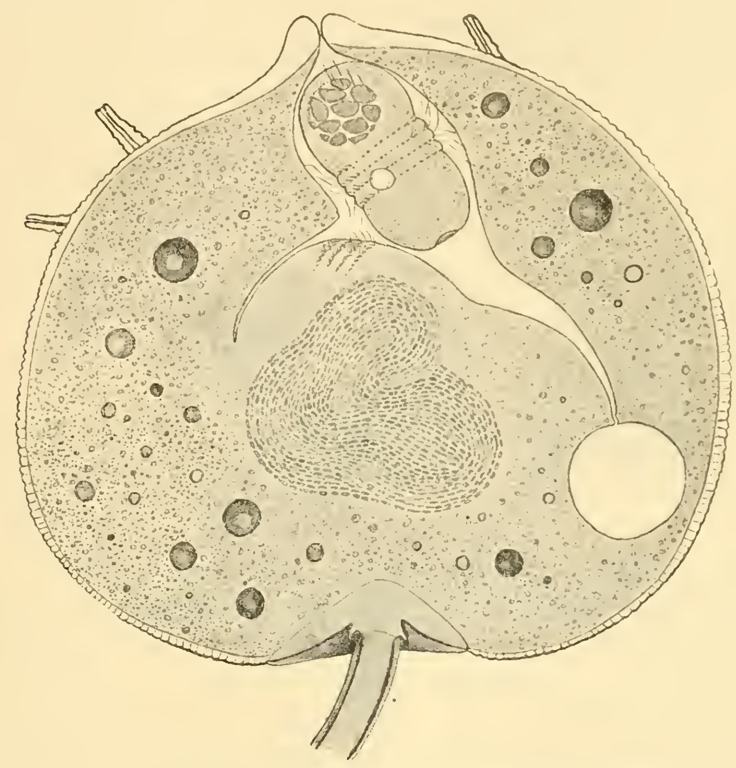


FIG. XLVII. *Choanophrya infundibulifera* HARTOG ; *viv.* (× 1350). Exemplaire en bourgeonnement avec noyau fibreux à microsomes distincts (stade de zooglée orientée) : à droite, vacuole et son canal ouvert au fond d'un diverticule de la poche incubatrice. Cette dernière contient également (en haut) un embryon non encore libéré.

Cette communication du canal de la vacuole avec la cavité embryonnaire avait déjà été plus ou moins clairement pressentie par ENGELMANN (**1876**) chez les *Endosphæra* parasites de *Vorticella microstoma*, et ensuite par G. ENTZ (**1879**), chez *Acineta tuberosa ;* BÜTSCHLI (**1889**, p. 1872) avait alors donné, à titre d'hypothèse, l'interprétation très correcte de l'une et l'autre observations. Aux exemples cités, il convient de joindre encore, d'après mes recherches plus récentes : *Acineta papillifera* (fig. 24 et 38, pl. II) et *Pseudogemma Fraiponti* (fig. I *a*, p. 19) ; je ne

doute pas d'ailleurs que le même phénomène n'existe chez *tous* les Tentaculifères à vacuole contractile apicale, à cette seule condition que la sortie de l'embryon ait lieu aussi par le sommet.

Chez *Tokophrya infusionum* (nommée à tort par lui : « *Podophrya fixa* Müller ») DANGEARD (1890) décrit, comme le prélude constant du bourgeonnement, la formation d'un « *réservoir* » annexe de la vacuole, dans lequel celle-ci se déverserait « *par osmose* ». Or, il est bien évident que ce « réservoir » n'est autre que la cavité embryonnaire elle-même, son orifice externe et le canal de la vacuole étant simplement demeurés tous deux inaperçus ; l'une au moins des deux vacuoles caractéristiques de l'espèce se trouve donc comprise ici dans la surface invaginée, comme je l'ai d'ailleurs rcprésenté moi-même depuis (COLLIN **1911**, pl. X, fig. 4).

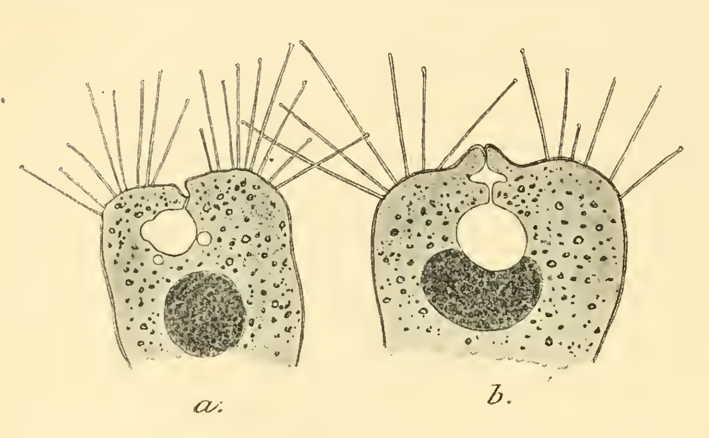


FIG. XLVIII. 2 exemplaires de *Tokophrya cyclopum* (CL. et L.) ; l'un (*a*) au début du bourgeonnement, avec canal de la vacuole au fond de l'invagination commençante ; l'autre (*b*) avec cavité embryonnaire en régression, après le départ de l'embryon et vacuole contractile en train de remonter vers la surface (*viv.*) × 1000.

Dès que la cavité embryonnaire régresse, après la sortie de l'embryon (1) (fig. LI *b*, p. 184) et fig. XLVIII *b*, p. 170) la vacuole se trouve par là même ramenée progressivement à la surface et reprend sa position au sommet du corps du parent. Les figures XLVIII *a*, p. 170 et X *b*, p. 71, représentent au contraire le début du phénomène par lequel elle s'invagine, quand se forme la cavité.

J'ai représenté (fig. XXII, p. 113) quatre stades successifs du bourgeonnement interne, chez *Tokophrya cyclopum*, pour montrer à la fois : la

(1) Cette sortie a lieu normalement dans le sens même de la nage, avec le pôle basal dirigé en avant : voir fig. XXXI *d* (p. 137) ; mais il arrive aussi que, par suite d'une fausse manœuvre, ce soit l'extrémité apicale de la larve (pôle « postérieur » physiologique) qui s'engage le premier dans le col maternel. La sortie est alors plus lente ; j'ai vu cet accident se produire plusieurs fois, ainsi chez *Choanophrya* (fig. XLVII, p. 169 et *Tokophrya cyclopum*). Pour la dernière espèce, CLAPARÈDE et LACHMANN ont décrit un fort curieux accident de parturition (*Études* III, p. 110 et fig. 8, Pl. II), avec dévagination totale de la cavité maternelle due sans doute à l'adhérence tardive du corps de la jeune larve.

forme de la cavité, ses rapports avec l'embryon, la naissance précoce des cils, de la sécrétion basilaire surmontant la ventouse et enfin de la vacuole (cette dernière apparaissant dès le stade de la fig. XXII *a*, en un point très éloigné de la vacuole maternelle ; par conséquent, sans aucun doute, *néoformée*). Le processus de division du macronucléus a été décrit plus haut (chap. II, p. 87) ; c'est pourquoi je me bornerai à signaler ici la place d'abord centrale du diverticule nucléaire destiné à l'embryon (fig. XXII *a*, *b*, *c*), puis son émigration vers le pôle apical de la larve, dès que la rupture a lieu (fig. XXII *d*).

Par un phénomène assez rare, l'embryon non libéré est franchement oblique sur l'axe du parent, chez l'exemplaire choisi ; c'est là une simple anomalie sans importance morphologique, une déviation accidentelle à règle fondamentale de perpendicularité des axes. J'ai observé aussi (fig. XLI, p. 158) des cas très comparables, plus fréquents même, chez *Paracineta patula*, *P. crenata*, *P. homari*, et SWARCZEWSKY (**1908**) a constaté chez l'espèce qu'il nomme à tort « *Acineta gelatinosa* Buck » (= *A. Swarczewskyi* COLLIN **1911**) une inconstance beaucoup plus grande encore du sens suivant lequel le bourgeonnement s'opère.

Dans le genre *Discophrya*, ou du moins chez certaines espèces des première et deuxième séries (*D. cothurnata*, *D. ferrum-equinum*, d'après CLAPARÈDE et LACHMANN, **1858-60** et STEIN **1854** ; *D. Steinii*, *D. cybistri*, *D. acilii*, *D. elongata*, d'après mes propres recherches : **1911**, fig. XXI, p. 462 et ici même, fig. III *f*, p. 28 ; XV, p. 95 et XCVII *a*, p. 371) par suite d'adaptations non encore précisées, la cavité embryonnaire se différencie toujours à partir d'un point *latéral* et non plus apical. Le col de l'invagination, qui sert en même temps d'orifice pour la sortie de l'embryon, est situé ainsi à des hauteurs diverses, sur l'une des deux faces larges ; mais plus souvent, m'a-t-il semblé, vers la région équatoriale. Il affecte la disposition d'une large fente transverse, peu visible en dehors du moment même de la sortie. L'orientation de l'embryon varie au moins chez *Discophrya Steinii* (voir les fig. citées) ; chez *D. elongata*, le grand axe de la larve (qui est un axe physiologique *antéro-postérieur* et non pas l'axe dorsiventral) se trouve être dans le même sens que l'axe du parent, et comme les couronnes vibratiles elliptiques sont dans un plan vertical lui aussi (de même que dans le bourgeonnement typique de *T. quadripartita*) la règle générale m'a paru respectée. J'espère du reste revenir, dans un prochain travail, sur tous ces cas intéressants qui méritent une étude beaucoup plus attentive. BÜTSCHLI (**1889**, p. 1899) explique le changement de

place du col invaginé, par la présence de tentacules au pôle supérieur même, ce qui comporte, à mon avis, une très large part d'hypothèse.

Chez *Rhynchophrya palpans* (fig. XCVIII *c*, p. 375), la cavité est orientée en long et sans doute l'orifice déjeté latéralement comme chez les *Discophrya* précédemment citées. D'autres espèces de ce dernier genre, bien qu'ayant également l'embryon situé de même, ont un col de sortie apical, par exemple *D. Astaci* (STEIN **1854**, pl. VI, fig. 29, 30, 31, 33, 34, 35).

Chez *Dendrocometes* et *Stylocometes* le col invaginé est toujours latéral (BÜTSCHLI **1878** et **1889** ; PLATE **1886** et **1888** ; SCHNEIDER **1887**) et l'orientation de l'embryon paraît assez particulière, en ce sens que le plan des couronnes vibratiles (plan équatorial de la larve) coïncide avec le plan de même nom du parent. La règle de BÜTSCHLI (*correspondance des axes*) se trouverait ici vérifiée, si l'on admet que l'embryon se fixe par sa face ventrale, ce qui ne paraît pas devoir être douteux, bien qu'on ne l'ait pas encore observé *de visu*. Une étude plus complète révélera sans doute l'énigme d'un phénomène que je considère provisoirement comme étant une *exception*. Je ne crois pas toutefois devoir avec BÜTSCHLI (**1889**, p. 1906) *refuser d'homologuer l'axe dorsiventral des* DENDROCOMETIDÆ *avec l'axe dorsiventral des autres Acinètes*. Ce sont là des rapports primordiaux intangibles, alors que nous savons (voir plus haut, p. 171) que la position même de l'embryon varie parfois de la valeur d'un angle droit dans une seule et même espèce.

Pour les détails du phénomène, l'examen d'un certain nombre de stades sur coupes me fait conclure, avec BÜTSCHLI contre PLATE, à la présence constante du col invaginé, depuis le début jusqu'à la fin du bourgeonnement; l'embryon ne sort pas par orifice néoformé. La figure 8 de PLATE (**1886**) pour *Dendrocometes*, représente un exemplaire anormal à deux noyaux, comme il n'est pas rare d'en trouver chez beaucoup d'Acinètes (chap. II, p. 64) et n'autorise nullement à supposer avec l'auteur une division précoce du macronucléus dès la première apparition d'une cavité embryonnaire. Quant à l'amitose extrêmement tardive constatée par BÜTSCHLI (**1878**) et revue par PLATE (**1886**) mais une fois seulement, sur l'embryon *déjà sorti*, je la considère comme l'effet d'une libération pénible anormale, comme celles que j'ai signalées (COLLIN **1911**, p. 467) au cours des stades de dépression chez des espèces variées (*D. Steinii, D. elongata et Paracineta patula*).

Les divers *Acineta* que j'ai pu examiner m'ont paru présenter un mode de bourgeonnement extrêmement voisin de celui des *Tokophrya*,

voire même identique, contrairement à l'opinion jusqu'ici professée par différents auteurs. Chez *A. tuberosa*, Fraipont (1877-78) décrit la formation de l'embryon comme ayant lieu toujours *à partir de l'intérieur*. Il se différencie, dit-il, à un moment donné, « dans la partie profonde de la région antérieure du corps », une zone protoplasmique de forme circulaire, peu nettement limitée au début et se colorant par les réactifs « tout autrement que le reste du corps » (c'est un point que je puis confirmer personnellement :.voir fig. lxxxiii, p. 338) ; aux dépens de cette zone s'individualise l'embryon. Maupas (1881, p. 320-321) cite en entier le texte de Fraipont qu'il accepte intégralement, pour la forme *A. fœtida*, et Sand (1901, p. 371) déclare s'y rallier d'après ses observations. Keppen de son côté (1888, p. 42 à 45) soutient cette même idée de la formation endogène, tout en reconnaissant que la différenciation de la cavité embryonnaire progresse de haut en bas, et il admet comme Maupas (1881, p. 321) que l'embryon sort par une « *déchirure* » de la paroi maternelle ; l'existence du *canal* serait très inconstante, chez *A. tuberosa* et *A. papillifera* (les deux seules espèces du genre étudiées par l'auteur) et constituerait un retour au mode ancestral et « plus primitif » que l'on trouve à l'état constant chez *Dendrocometes* et chez *T. quadripartita*.

De mes propres recherches sur ces mêmes Acinètes (*A. tuberosa* et *A. papillifera*) il résulte avec évidence que l'embryon se forme ici comme partout *de l'extérieur vers l'intérieur*, avec col d'invagination. Si ce dernier est parfois difficile à bien reconnaître *in vivo* (à cause de la minceur des parois qui s'appliquent l'une contre l'autre en ne laissant qu'une fente étroite), on ne manquera jamais de l'apercevoir sur les coupes en série, à n'importe quel stade (fig. 15 et 16, pl. I et fig. xiii *d*, p. 91). Ma figure lxxxviii *c* (p. 346) le montre aussi extrêmement net sur un *Acineta constricta* préparé *in toto*.

La genèse de l'embryon à partir des premiers stades est d'un intérêt tout spécial chez *A. papillifera* (fig. 15 et 16, pl. I et fig. 35 à 39, pl. II), à cause de la différenciation très précoce des organes. Les rangs de cils déjà formés (fig. 15) garnissent la largeur entière d'une sorte de gouttière à fond plat, arquée seulement en fer à cheval, dans le sens du plan équatorial du futur embryon. Puis cette gouttière s'invagine, devenant semi-lunaire en coupe (fig. 16) comme chez *Ephelota* (voir plus haut, p. 160) et le corps de la larve, déjà distinct comme un amas de cytoplasme clair, finement granuleux (« zone embryonnaire » de Fraipont et Keppen), se trouve fortement incurvé, comme on en peut juger d'après l'ébauche de

la ventouse, visible au côté droit de la zone vibratile, sur la figure 16. Les figures 35 et 36 montrent la coupe plus grossie des ceintures, avec les grains basaux des cils, en long et en travers ; une légère invagination à gauche, sur la figure 36 est peut-être la place de la ventouse non encore differenciée. C'est à ce moment aussi qu'apparaît en général la structure fibrillaire du macronucléus.

A mesure que la « cavité en fente » (comme l'a nommée KEPPEN) s'accroît sur les côtés, elle délimite de mieux en mieux la masse embryonnaire et tend à l'isoler en se rétrécissant vers le bas. En même temps (fig. 37) sous la pression du cytoplasme et du diverticule nucléaire qu'il entraîne avec lui, le corps de l'embryon se *déploie* en quelque sorte, de concave devenant convexe, avec effacement des plis en accordéon qui séparaient les rangs de cils. La ventouse est très visible, marquant le pôle *ventral* de la larve, tandis que sur sa face bombée (*dorsale*) on voit paraître çà et là les tubes internes des suçoirs. Au stade suivant (fig. 38) la sécrétion basale est déjà différenciée, ainsi que la *scopula* et l'embryon presque isolé. Quand il est prêt à sortir et complètement formé (fig. 39 où il est vu en coupe *frontale*) la ventouse est entourée d'un rebord cuticulaire, comme chez *Ephelota* (fig. 100 à 102, pl. VI).

Les faits sont très comparables chez *A. tuberosa*, sauf que les tentacules au lieu d'être dispersés au stade embryonnaire, sont déjà fasciculés (fig. 31, 32, pl. II). Il m'a paru, d'après l'exemplaire ici même représenté (fig. 32) que de ces deux faisceaux, l'un et l'autre dorsaux, le premier est antérieur, le deuxième postérieur ; de telle sorte que le plan *frontal* de l'adulte biradié (voir p. 18) correspondrait avec le plan sagittal (*antéro-postérieur*) de la larve bilatérale. Tandis que chez le type (var. *Fraiponti* Sand) il n'existe jamais qu'un embryon unique, il y aurait souvent deux à quatre embryons à la fois, dans une même cavité, chez les « formes » *fœtida*, *cucullus* et *poculum* (SAND **1901**, p. 263) dont l'identification avec *A. tuberosa* n'est du reste pas établie d'une manière définitive. Ces embryons peuvent résulter soit d'un bourgeonnement simple plusieurs fois répété comme le montre la figure d'HERTWIG (**1876**, pl. II, fig. 13) pour *A. poculum*, soit d'une division en deux ou quatre d'un embryon unique primitivement formé, ainsi que l'ont admis MAUPAS (**1881**) et FLORENTIN (**1899**) au sujet de *A. fœtida*. J'ai étudié cette dernière forme (fig. LXXXIII *a* à *d*, p. 338) sans parvenir à démontrer l'une ou l'autre hypothèse, faute de stades appropriés.

KEPPEN dit avoir vu souvent, chez *A. papillifera* (**1888**, p. 52-53 et

fig. 13, pl. II) des embryons ciliés normaux qui, au lieu de s'échapper par un orifice apical, opéraient leur sortie *par le pôle inférieur du parent* et se trouvaient ainsi captifs dans la cavité de la loge. Après un temps de nage variable, ils se développaient sur place en adultes ; en l'absence de toute nutrition possible, leur sort le plus assuré est la mort par la faim. J'ai observé moi-même une fois (fig. XLIX *a*) ce phénomène pathologique extrêmement curieux, qui annihile ainsi les effets de l'acte reproducteur. Son point de départ m'a paru être un bourgeonnement normal opéré trop profondément ; l'embryon ainsi formé, ne parvenant pas sans doute à passer par le col (duquel on voit encore la trace, entre les deux faisceaux tentaculaires, sur l'exemplaire représenté), et rencontrant en bas une *moindre résistance*, a fait hernie en cet endroit, dans la cavité de la loge, en rompant la pellicule. La brèche une fois ouverte, tous les embryons successifs émis par l'individu suivront nécessairement la même voie anormale et deviendront captifs à l'instar du premier.

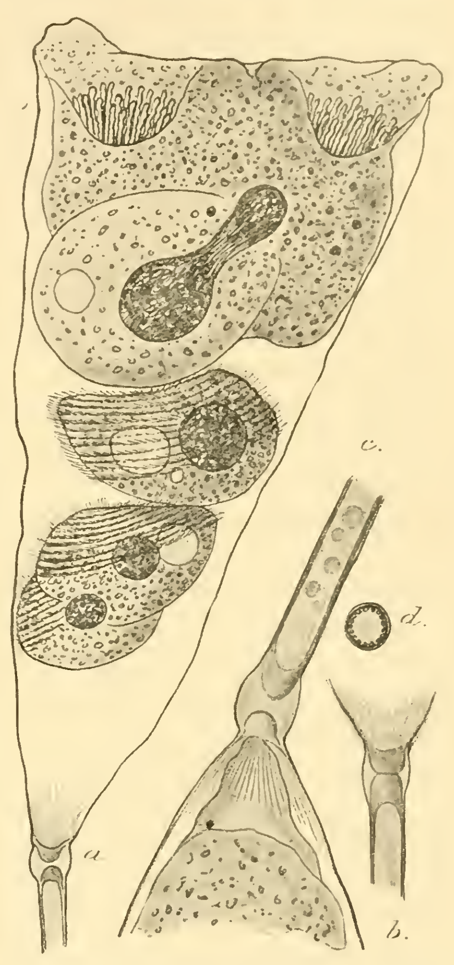


FIG. XLIX. *Acineta papillifera* KEPPEN ; *a*, exemplaire à bourgeonnement anormal s'effectuant par le bas ; deux embryons captifs dans la loge, l'un d'eux en division (× 540) ; *b*, style jeune, les 2 papilles de l'appareil de fléchissement sont encore en contact ; *c*, style plus âgé, les 2 papilles sont écartées ; globules de dégénérescence dans la cavité stylaire ; *d*, coupe transversale du style, montrant la cavité du faisceau strié tubulaire, les tigelles et la gaine (× 1200).

Sur la figure XLIX *a*, on voit deux embryons ciliés complètement détachés, se mouvant dans la loge (l'un d'eux se reproduisant par fissiparité binaire égale) et un troisième en formation. Ce dernier n'a point de cils ; c'est une simple hernie cytoplasmique ovale, entraînant avec elle à peu près les deux tiers du noyau du parent. Il doit être interprété com-

me un embryon abortif. La figure donnée par KEPPEN montre de plus, à droite, deux petits bourgeons nucléés, tentaculés, qui doivent également (à mon sens) être considérées comme des ébauches larvaires non libérées, développées *in situ*. Je ne serais nullement étonné que ces productions monstrueuses soient en rapport étroit avec l'état physiologique des exemplaires parents, peut-être avec des stades de dégénérescence ou de croissance hypertrophique non encore élucidés.

Quant au « *bourgeonnement externe* » indiqué par KEPPEN (**1888**, p. 54 à 57) pour le même Acinète, il repose uniquement, comme l'a fort bien montré MARTIN (**1909** *a*) sur la confusion commise d'une part avec les « processus conjugatifs » émis avant l'accouplement, d'autre part avec les conjugaisons entre adultes et embryons (voir chap. V, p. 206 et 216). Les « gros embryons » non ciliés, ovalaires ou sphéroïdes, qui d'après KEPPEN aussi (p. 46 à 51, et fig. 6, 14 et 15), demeurent fixés à la face apicale du corps ou enfoncés dans sa substance même et y donnent naissance à leur tour à de « petits embryons » ciliés piriformes, sont par contre des parasites, ainsi que l'auteur le reconnaît en appendice à son travail (p. 205-206), et ceux-là même que je nommerai (p. 362) *Pseudogemma Keppeni* (1).

Par une disposition jusqu'à présent unique, *Acineta tripharetrata* possède, d'après G. ENTZ *senior* (**1902**), chez tous les exemplaires et à partir des plus jeunes stades (fig. 6, pl. V), une invagination apicale tubulaire et plissée, comparable dit l'auteur « au pharynx d'une Enchélyne ». Ce canal, qui serait comme un *col d'accouchement permanent*, s'élargit pour donner la cavité incubatrice, au moment de la reproduction.

On doit renoncer, quant à présent, à toute interprétation précise touchant le mode de genèse des embryons multiples signalés et figurés par CLAPARÈDE et LACHMANN (1856-60) chez *Tokophrya pyrum*, *Discophrya Lyngbyei*, *Thaumatophrya trold*, et plus récemment pour O. SCHRÖDER (**1907**) chez *Discophrya interrupta* et chez *D. campanula*, les premières phases du phénomène n'ayant pu être observées.

Par contre, dans le genre *Trichophrya* (qui correspond peut-être d'ailleurs à un groupement inhomogène) nous avons des exemples certains de deux modes reproducteurs distincts, donnant l'un et l'autre naissance

(1) Par des erreurs semblables, reposant sur des faits de parasitisme ou autres, s'expliqueront sans doute tôt ou tard les prétendues observations de *modes reproducteurs multiples chez une seule et même espèce* (en exceptant toutefois le cas bien établi de la reproduction par individus vermiformes). En dehors des exemples nombreux qui seront passés en revue au chapitre : *Parasitisme*, on peut dire également que les deux sortes d'embryons admises par G. ENTZ (**1879**), chez *Podophrya fixa*, n'existent que par suite de la confusion très facile, faite aussi par DANGEARD (**1890**) et par STEIN (**1854**) entre cet Acinète à embryons externes et les stades atypiques d'une espèce toute différente : *Tokophrya infusionum*, à embryons internes.

à des larves multiples. D'une part, chez *Trichophrya epistylidis* d'après STEIN (1867) et BÜTSCHLI (1876) les embryons sont tous ensemble renfermés dans une poche unique et le premier des deux auteurs affirme qu'ils proviennent du partage deux ou trois fois répété d'un même embryon primaire. D'autre part, chez *Trichophrya salparum*, parasite de divers Tuniciers (voir p. 301 et fig. XCIX, p. 381) j'ai eu l'occasion d'observer de un à quinze ou vingt embryons, tous produits par bourgeonnement multiple simultané et renfermés chacun dans une cavité propre. Ce remarquable phénomène correspond exactement, dans la série des bourgeonnements internes, au cas d'*Ephelota gemmipara* parmi les bourgeonnements externes.

Toute différente est la reproduction des genres *Lernœophrya* et *Dendrosoma* (LEWICK 1880 ; KENT 1880-82 ; PÉREZ 1903 ; HICKSON et WADSWORTH 1909), bien qu'il n'y ait ici également « jamais plus d'une seule larve dans une chambre incubatrice » ; à cause du manque de synchronisme, on doit considérer ces genèses d'embryons comme autant de bourgeonnements simples, s'effectuant çà et là en divers points du corps, d'une manière indépendante.

Dans le cas des *Ophryodendron* (qui renferment d'ordinaire un grand nombre d'embryons mêlés dans une seule cavité), la genèse par division d'un embryon primaire déjà soupçonnée par CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-60) chez *O. abietinum* a été observée et suivie *in vivo* par MARTIN (1909 *c*). Le phénomène débute, nous dit l'auteur, par l'individualisation « d'un bloc central de protoplasme (*masse embryonnaire primitive*) qui contient la plus grande partie du noyau du parent. Cette masse fournit ensuite six à huit corps ovoïdes (*embryons secondaires*) de 46 × 14 μ environ, qui développent des cils et nagent activement dans la poche maternelle ». Ceux-ci se divisent encore une ou deux fois pour donner les *embryons définitifs*, au nombre de quinze à vingt, voire même trente ou davantage. Le fait intéressant est que, dans cette série de fissiparités, les deux ou trois premières au moins semblent s'effectuer à l'état immature, c'est-à-dire avant que les embryons soient pourvus de ceintures ciliaires.

Un fait de *tachygenèse* beaucoup plus remarquable encore est celui fort bien décrit par STEIN (1867, p. 117) au sujet des embryons multiples (deux ou trois) rencontrés par lui quelquefois chez les *Endosphæra* : « Dans certains cas, dit-il, la fente semi-lunaire (= cavité d'incubation) forme un arc particulièrement large... et alors, le bord libre ou convexe

(= plancher de la cavité) *apparaît profondément échancré en son milieu, de telle façon qu'il présente deux éminences égales, disposées côte à côte et contenant chacune une vésicule contractile* ». L'ignorance où nous sommes ici touchant le rôle du noyau ne saurait, à mon avis, nullement empêcher d'interpréter le phénomène, avec grandes chances de certitude, comme étant une *division d'embryon extrêmement précoce, effetcuée pendant le cours du bourgeonnement lui-même.*

Malgré toutes les variantes dont il est susceptible, le bourgeonnement interne n'en demeure donc pas moins toujours conforme à un même type fondamental, si caractéristique qu'il pourrait à lui seul permettre de définir et de classer parmi les Tentaculifères tout être chez lequel on l'aurait observé ; c'est en particulier le cas pour les *Endosphæra* (voir p. 363) et les *Pseudogemma* (p. 360) qui n'ont jamais de tentacules à aucun stade connu et qui sont néanmoins des Acinètes indubitables, d'après leur mode reproducteur.

C. Fixation et Métamorphose.

Lachmann (1859) et même déjà Cienkowsky (1855) furent les premiers à observer la fixation des embryons de divers Acinétiens, après une période de natation libre (qui peut varier, selon les cas, de quelques minutes à cinq heures et plus) et à les voir se transformer *en nouveaux Acinètes adultes.* Convaincu par ce fait sans réplique, Stein renonça d'un coup à sa célèbre théorie de la « *Reproduction des Vorticellides par phases acinétiformes* » (voir 1849, 1852 et surtout 1854) et c'est à lui que nous devons (1859, p. 105) les premiers renseignements précis sur la région du corps par où la fixation s'opère ; il décrit la ventouse chez cinq espèces d'embryons, indique nettement son rôle et observe fort bien la régression des cils.

Les recherches postérieures d'Hertwig (1876), Fraipont (1877-78), Robin (1879) sur *Ephelota gemmipara* ; celles de Maupas (1881) sur *Acineta fœtida* (= *tuberosa* ?), de G. Entz (1882) sur divers embryons, de Buck (1884) et Dangeard (1890) sur *Tokophrya infusionum* ; enfin, celles de Keppen (1888) sur les *Acineta tuberosa* et *papillifera*, confirment d'une façon parfaite ces premiers résultats. Et si Bütschli (1889, p. 1909-1910) éprouve un embarras visible à concilier ces faits entre eux, c'est parce qu'il prétend les subordonner tous à une même conception théorique qui se trouve être erronée : celle de la *correspondance des axes du parent*

et de l'embryon. Si les régions de la mère et les régions de la larve coïncident, dit-il, celle-ci *doit* se fixer « *par la partie qui, au cours du développement, était tournée vers le point d'insertion du style sur le corps de la mère, c'est-à-dire par le point où s'est achevé l'étranglement qui libère l'embryon* ». Or pas un seul des cas jusqu'ici étudiés n'a confirmé cette hypothèse et j'ai moi-même rectifié (**1908**) l'assertion inexacte émise par SCHEWIAKOFF (**1893**) pour *Tokophrya cyclopum* : l'embryon de cette espèce se fixe, comme toutes les larves d'Acinètes, *par son pôle basilaire ou ventral* (antérieur dans la nage), non par « une région définie des couronnes vibratiles opposée à la vacuole » (c'est-à-dire sur le côté). Ce que j'ai dit plus haut (p. 135 et suiv.) pour la place de la ventouse chez les différents embryons, me dispense de revenir sur ce point très important.

La première phase de la métamorphose consiste dans la disparition rapide de tout ce qui, dans l'embryon (forme différenciée du corps et système vibratile), était une adaptation temporaire en rapport avec la vie libre. La deuxième phase, succédant presque aussitôt, et même parfois concomitante, est l'acquisition progressive des caractères d'adulte (symétrie définitive et ordonnement des tentacules ; sécrétion du style, s'il y a lieu).

Dès la fin de la période de nage, l'embryon ralentit sa marche, qui devient plus hésitante ; il s'arrête, puis repart pour s'arrêter encore, jusqu'à ce qu'il ait trouvé l'emplacement définitif. La ventouse fait prise à la surface du substratum et aussitôt la plaque basale est sécrétée, servant de ciment fixateur ; le corps alors se rétracte en tendant vers une forme brièvement tronconique, ou encore subglobuleuse. Chez les embryons monaxones allongés dans le sens de l'axe dorsiventral, le corps se trouve orienté d'emblée perpendiculairement au support et le raccourcissement a lieu uniquement de haut en bas ; il en est ainsi par exemple chez *Tokophrya cyclopum* (fig. XXXI *e*, p. 137), *Tokophrya infusionum* (fig. XXXII *b*, p. 138), *Choanophrya infundibulifera* (fig. LI *a*, p. 184), *Paracineta limbata* (fig. XXXVIII *c*, *d*, p. 147) et *Paracineta patula* (fig. XLI *e*, p. 158). Au contraire, l'embryon très aplati de *Discophrya cybistri* (fig. XXXVII *d*, p. 144) se renfle selon son axe, en bombant sa face dorsale et rétrécissant son diamètre.

Chez les autres *Discophrya*, à embryons bilatéraux, avec le plus grand axe antéro-postérieur et le pôle de fixation rejeté vers l'avant du corps, telles que *Discophrya Steinii* (COLLIN, **1911**, fig. XXII *a*, *d*, *f*, p. 463) et *D. elongata* (fig. XXXVI *c* et *d*, p. 143 du présent travail), la larve

est d'abord orientée très obliquement par rapport au substratum et le plan d'aplatissement du corps (*plan frontal* de l'adulte) coupe suivant un angle aigu le plan du disque basilaire ; il se redresse ensuite peu à peu, par croissance inégale des deux faces opposées, jusqu'à lui devenir tout à fait perpendiculaire.

Le même redressement a lieu, par un mécanisme semblable, chez tous les embryons dont l'axe dorsiventral se trouve être *infléchi* (embryons bilatéraux de la *deuxième série*, p. 140) ; qu'il suffise de consulter, sur ce point intéressant, les figures de KEPPEN (**1888**, pl. I, fig. 5 et pl. V, fig. 59 à 63) et de MARTIN (**1909** *a*, p. 365) pour *Acineta papillifera*, comme aussi celles de FILIPJEV (**1910**, pl. VIII, fig. 19 à 26) pour *Tokophrya quadripartita.* Chez ces deux formes, en particulier, on observe que la face ventrale s'invagine très profondément à l'instant même où la larve se fixe, de sorte que le style paraît être implanté dans la région centrale du corps. La symétrie primitive *monaxone* des larves d'Acinètes se trouve ainsi rétablie avant le passage au stade adulte et celui-ci ne montrera plus aucune trace de la structure *bilatérale* qu'avait fait naître la vie libre.

Il n'en advient pas autrement pour les embryons des troisième et quatrième séries qui sont les plus différenciés ; qu'il y ait ou non redressement d'axe, le corps se contracte et s'égalise pour ainsi dire dans toutes les directions, autour d'une droite verticale passant par la ventouse et qui est l'axe définitif. C'est ce que l'on voit sans peine quand la larve rectangulaire de *Podophrya fixa* (fig. XL, *f*, *g*, p. 156) se renfle en ellipsoïde, puis devient complètement sphérique, les ceintures vibratiles en voie de régression formant une bande équatoriale, ainsi que cela a lieu pendant toute la durée du stade mobile lui-même chez *Podophrya Sandi* (fig. CV *f*, *g*, p. 400). Un phénomène identique se rencontre chez *Metacineta* (fig. LII *c*, et *d*, p. 186), mais bien plus remarquable encore pour l'embryon d'*Ephelota* (fig. XXXIX *b*, *c*, *d*, p. 151 et fig. L *a* à *c*, p. 181). En même temps que la face ventrale se dévagine, mettant en évidence la forme circulaire des couronnes vibratiles, le corps subit une rétraction de l'arrière vers avant ; ce mouvement reporte la ventouse au centre géométrique et réduit d'environ un tiers de sa longueur l'axe physiologique antéro-postérieur appelé à disparaître, tandis que l'axe dorsiventral est surélevé d'autant. La zone adorale s'efface de très bonne heure et le cytostome régresse, comme on le voit également sur les figures d'HERTWIG (**1876**) ; de sorte que bientôt la jeune *Ephelota* présente la même forme conique et la même symétrie que les stades correspondants de *Tokophrya*

cyclopum (fig. XXXI *e*, p. 137) ou de *Choanophrya* (fig. LI *a*, p. 184).

Sur le mode de disparition des couronnes vibratiles, l'accord est loin d'être parfait entre les différents auteurs : pour certains, en effet, les cils sont *résorbés* (MAUPAS 1881) et pour d'autres *rejetés* (ENTZ 1879 ; BÜTSCHLI 1889, p. 1911 ; KEPPEN 1888, p. 64 ; SCHEWIAKOFF 1893). En réalité, les deux processus s'accompagnent dans la plupart des cas. D'une manière très générale, le cil qui dégénère se liquéfie *à partir du sommet ;* il s'enfle en cet endroit, en même temps qu'il se raccourcit, et la gouttelette ainsi acquise se détache fort souvent par le battement des cils voisins ; la partie basilaire au contraire se résorbe à la façon d'un pseudopode. Ces cils en régression, gonflés par absorption du liquide ambiant

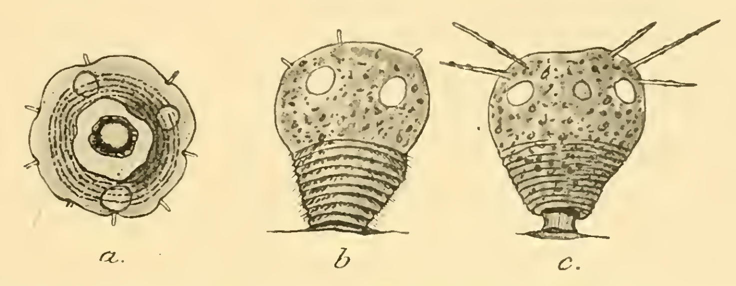


FIG. L. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG), × 500 ; 3 stades d'un exemplaire néofixé (embryon de race naine) montrant la dévagination de toute la face ventrale ; *a*, vue polaire ventrale ; *b* et *c*, profil ; la plaque basale de *a* est figurée en clair, le style en sombre (par transparence).

et surmontés d'un bouton subsphérique (fig. XXXIX *a*, p. 151) ressemblent en miniature, comme l'a fort bien dit KEPPEN, à des « tentacules capités » de très faibles dimensions ; ils ont d'ailleurs été pris pour tels plusieurs fois par les auteurs, et c'est ainsi que s'expliqueraient, je crois, le plus naturellement ces « *petits tentacules provisoires* » indiqués par G. ENTZ (1879) chez *Acineta tuberosa* (1), puis par HICKSON et WADSWORTH, tout récemment (1909, p. 174), chez les *Urnula* parasites de *Dendrosoma radians*.

A peu près en même temps que la régression des cils, s'opère la sortie des suçoirs ; ceux-ci apparaissent d'ordinaire dispersés sur toute l'étendue de la surface dorsale et ne se localisent qu'ensuite en faisceaux séparés, si l'espèce en possède. KEPPEN a indiqué un très bel exemple du fait (1888, pl. I, fig. 1 à 4) chez *Acineta papillifera*, tandis que chez

(1) Le même auteur (**1902**, p. 453) a retrouvé, chez les exemplaires jeunes d'*Acineta tripharetrata*, quatre rangées transverses de petits appendices « en soie de porc » ; mais il les interprète cette fois correctement comme provenant de la dégénérescence des cils de l'embryon. Je n'ai jamais revu la « mue pelliculaire » décrite par lui en **1879**, chez *A. tuberosa*, au moment de la fixation ; je la crois inexistante.

l'espèce voisine, *Acineta tuberosa* (fig. XXXIV *c*, p. 141) les tentacules se montrent d'emblée très nettement fasciculés ; ainsi que je l'ai dit plus haut (p. 174) ces deux modes d'arrangement préexistent déjà chez les embryons respectifs de l'une et de l'autre espèce, dès un stade assez précoce, au cours du développement.

Eismond (1891) a très bien observé, sur les suçoirs un peu spéciaux de *Dendrocometes*, que le canal interne se forme tout d'abord par invagination, du sommet à la base de l'organe ; il débute donc *vers l'extérieur, puis s'enfonce progressivement dans la région centrale du corps.* Ces résultats sont applicables à l'ensemble des Acinètes, comme le prouvent mes coupes d'embryons ; le tube interne se montre seul au début (chez les *Acineta* par exemple), tout entier contenu à l'intérieur du corps. Il s'extériorise ensuite en partie, au moment de la fixation, ou plus tôt ou plus tard, et entraîne à sa suite (dans son mouvement ascensionnel) un manchon pelliculaire. Ainsi se trouve constituée la région libre du suçoir.

Au cours d'un travail récent, Filipjev (1910, p. 135) a complété, en l'appuyant sur tout une série d'excellentes figures, la description antérieurement donnée par Keppen (1888, p. 68) de la sortie des tentacules chez *Tokophrya quadripartita.* Par un phénomène très curieux (et que j'ai pu moi aussi vérifier soigneusement, sans en comprendre encore le sens, ni la portée morphologique), les quatre faisceaux de suçoirs apparaissent non point, « antérieurement » comme on pourrait l'attendre (c'est-à-dire sur la face apicale), mais bien *latéralement* : deux en haut et deux en bas des ceintures vibratiles. Quand celles-ci ont disparu, une sorte de virement s'opère, qui ramène les quatre faisceaux vers le haut, et c'est ensuite seulement que se différencient les quatre éminences ou *lobes* sur lesquels ils reposent. L'auteur croit devoir en conclure que « l'axe de la *Tokophrya* adulte se trouve, dans l'embryon, *courbé à angle droit.* » C'est ce que l'on voit d'ailleurs clairement sur le schéma donné par lui (p. 136, fig. D).

On me permettra cependant de ne pas admettre cette conclusion comme tout à fait définitive ; car, étant bien établi que chez tous les Acinétiens dont la fixation est connue (et en particulier chez les autres espèces du g. *Tokophrya*, telles que *T. cyclopum*, fig. XXXI *e*, p. 137 et *T. infusionum*, fig. XXXIII *b*, p. 138) l'axe de l'embryon correspond avec l'axe de l'adulte, il semble difficile de croire que cette règle morphologique fondamentale puisse se trouver violée autrement qu'en apparence, chez *T. quadripartita.* De fait, si nous considérons, non point le schéma de Filipjev, mais ses figures exactes (fig. 22 et 23, pl. VIII) il devient manifeste qu'ici

comme partout ailleurs, le plan des ceintures ciliaires de la larve *correspond à un plan transversal de l'adulte*, donc se trouve perpendiculaire à son axe morphologique ; ce n'est point par redressement de ce dernier, qui est d'emblée définitif, que s'opère le transport des faisceaux de suçoirs à la face apicale, mais bien par simple déploiement de la face inférieure, quand le style se dévagine (fig. 24 à 29, pl. VIII du mémoire déjà cité).

La genèse des appareils annexes (plaque basale, style, loge ou coque, si l'espèce en possède) s'effectue successivement et toujours dans un ordre constant (*de la base au sommet*) à partir du début de la métamorphose.

La *plaque basale* est naturellement sécrétée la première et par elle se trouve assurée l'adhérence de l'Acinète et du support. FILIPJEV (**1910**, p. 134) la croit produite « par la totalité de la face antérieure de la larve ». (pôle *basal* selon moi), et c'est pourquoi il considère ensuite (p. 136) que « *le point de fixation et le point d'origine du style sont deux choses différentes* ». Il résulte au contraire de mes observations, non seulement sur l'espèce étudiée par l'auteur russe (*T. quadripartita*), mais sur beaucoup d'espèces diverses (*Discophrya elongata*, *Discophrya Steinii*, *Ephelota gemmipara*, etc.) que la plaque est sécrétée, comme le style lui-même, par cette région différenciée qui forme la ventouse, donc par un point bien défini, et s'étale seulement ensuite, pour se mouler sur le support.

Le mécanisme qui préside à la genèse du *style* ayant déjà été décrit dans ses traits essentiels (chap. III, p. 108), je n'y insiste pas ici. FILIPJEV (p. 134) a très bien observé les « mouvements actifs » des granules de l'amas de sécrétion dont la substance pédonculaire tire sans doute son origine ; mais il est faux que ce soient ces granules eux-mêmes qui s'ajoutent directement pour constituer les tigelles. La substance sécrétée vient sourdre, sous forme tout à fait fluide et ininterrompue, autour et à l'extrémité des cils scopuliens peu visibles ; en d'autres termes, la sécrétion est un *acte continu d'exosmose*, non pas une expulsion de granules détachés. Puis, par un simple élargissement du calibre des tigelles (donc sans doute par gonflement des poils de la scopula) se différencie la « *rosette* » qui termine le style adulte.

La marche du phénomène est d'ordinaire rapide : BÜTSCHLI (**1889**, p. 1912) et SAND (**1901**, p. 96) ont cité, d'après CLAPARÈDE et LACHMANN (*Etudes*, III, p. 120) l'exemple d'une *Tokophrya quadripartita* qui, en 4 heures et demie à partir de la fixation, avait formé un style égal à une fois et demie la longueur de son corps. J'ai observé souvent des vitesses

de croissance bien plus considérables ; en particulier, chez *Choanophrya*, un style de 27 μ fut sécrété en quinze minutes, par un embryon de 18 × 20 μ (fig. LI *a*, p. 184) et chez *Paracineta limbata*, une larve nageuse qui, au stade fixé subsphérique (fig. XXXVIII *d*, p. 147) mesurait 33 μ, émit en l'espace d'une heure à peine, un style de 168 μ, soit égal à plus de cinq fois le diamètre du corps. Ce pédoncule était de même largeur que celui du parent (4 μ 5 à la base et 3 μ au sommet), mais ne possédait encore

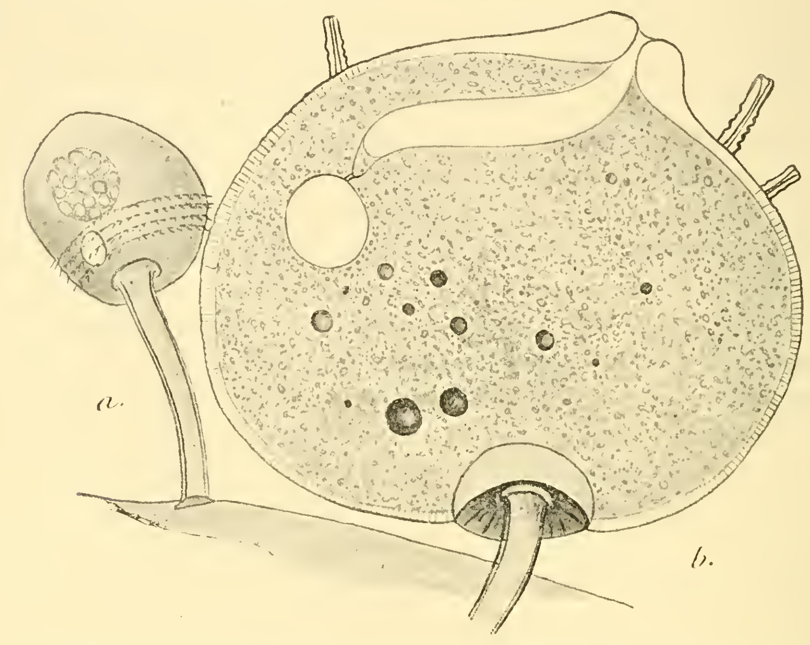


Fig. LI. *Chronophrya infundibulifera* Hartog, *viv.* (× 1200) ; *a*, embryon néofixé encore pourvu de ses rangs de cils ; style sécrété en 15 minutes ; *b*, l'individu parent dessiné en même temps, soit 35 minutes après la sortie de la larve ; cavité embryonnaire déjà partiellement régressée, vacuole et canal ; gouttes d'huile dans le cytoplasme, de couleur rouge-orange.

aucune indication de la cupule apicale élargie qui constitue, chez cette espèce, comme une *loge* rudimentaire ; sa croissance était du reste, selon toute vraisemblance, loin d'être terminée, car le style du parent marquait au micromètre 345 μ.

Quant aux *coques* et aux *loges*, si caractéristiques de certains Acinètes, leur formation a lieu (comme je l'ai dit déjà chap. III, p. 120) aux dépens de la pellicule qui se soulève et se détache du corps protoplasmique sur une surface plus ou moins grande (généralement *de bas en haut*), ou bien encore par *sécrétion*, sans qu'il existe d'ailleurs, entre l'un et l'autre modes, aucune différence essentielle : toutes les loges et coques en effet, quelle

que soit leur origine, peuvent être considérées comme prolongeant directement la pellicule pédonculaire, laquelle semble bien « secrétée ».

Il est assez remarquable que, chez *Paracineta patula*, très peu après la fixation (fig. XLI *e*, p. 158) on observe déjà fort nettement la limite entre la partie du corps qui sera renfermée dans la loge (encore inexistante), et la partie supérieure libre, ou dôme tentaculaire. Cette distinction n'existe pas chez *Acineta papillifera* où, d'après la description et les figures de KEPPEN (**1888**, p. 65 et pl. I, fig. 1 à 4) confirmé par MARTIN (**1909** *a*) la loge débute au sommet du style, puis gagne progressivement sur les faces latérales, en s'élevant de plus en plus, jusqu'à ce que le corps entier soit protégé par elle. Pour *A. tuberosa*, comme l'a montré FRAIPONT, le décollement a lieu d'une manière exclusive, chez le type *Fraiponti* (Sand), suivant les quatre faces verticales, les quatre angles demeurant adhérents à la loge sur toute la hauteur de celle-ci ; de même, la base du corps demeure adhérente au style qui peut, chez cette espèce, continuer à croître après que la loge est formée.

Je citerai, pour terminer, un cas tout spécialement intéressant et non encore décrit : celui de la formation de la coque à six valves, à partir de l'embryon fixé, chez *Metacineta mystacina ;* c'est là une métamorphose véritablement féerique, à cause de la rapidité extrême avec laquelle elle s'accomplit. Le corps cytoplasmique de l'embryon contient, en dehors de la vacuole contractile unique, latéro-antérieure, un macronucléus sphérique avec granules de chromatine assez volumineux, un micronucléus très petit, peu visible *in vivo*, et des enclaves ellipsoïdes (grains de nutrition ou de réserve ?) qui, aussitôt que la larve est fixée, tendent à se réunir à la face inférieure. Les rangs de cils disparaissent presque instantanément, sauf la « zone adorale » qui persiste plus longtemps. Sécrétée à mesure par le rebord de la ventouse, comme serait une *gaine* stylaire, la coque s'élève progressivement : d'abord étalée en cupule, au point où elle adhère au ciment fixateur, elle forme ensuite un entonnoir conique qui s'élargit sans cesse par en haut, tandis que le corps lui-même se dilate et s'aplatit, prenant bientôt l'aspect d'une lentille biconvexe. Toutes ces transformations ont lieu dans l'espace de *trois* minutes (voir fig. LII *b*, *c*, *d*, *e*).

Le rebord en gouttière, infléchi vers le bas, qui forme la ligne équatoriale et la « tranche » de la lentille, n'est autre que l'équivalent du « bourrelet périscopulien » (si l'on peut employer ce nom, même en l'absence de *scopula*). Il représente donc le bord du champ de fixation pri-

mitif, circonscrit par la ventouse et démesurément agrandi. Il est, au début, circulaire ; mais quand la croissance de la loge est presque terminée (soit de quatre à cinq minutes après la fixation), un ralentissement se produit suivant six directions radiales, formant entre elles des angles égaux. Ces directions indiquent dès lors les futures *fentes* de la loge et les espaces intermédiaires, qui s'accroissent encore, sont l'ébauche des futures *valves*. Les tentacules, dont quelques-uns apparaissaient déjà

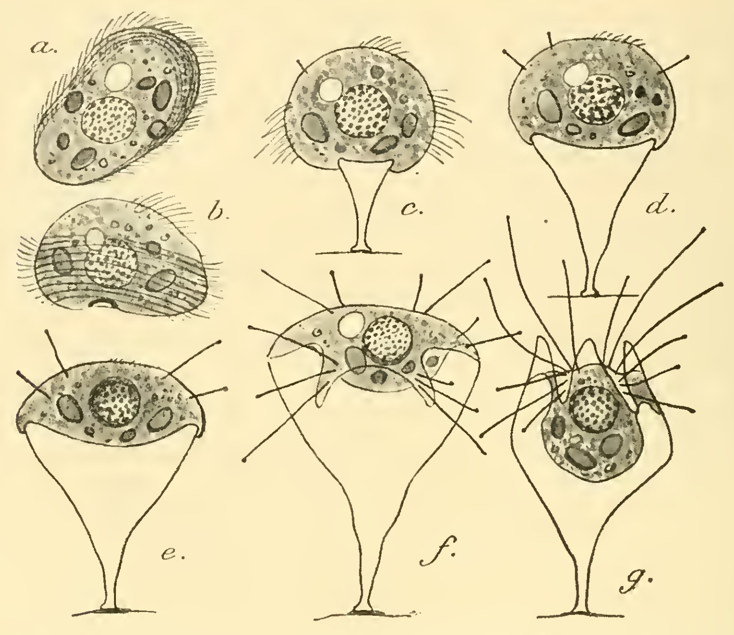


FIG. LII. *Metacineta mystacina* (EHRG.), × 750. Stades successifs de la métamorphose ; *a* et *b*, embryon (face dorsale et profil) : *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, le même, 1, 2, 3, 5, et 10 minutes après la fixation à la surface du substratum (*viv.*).

dès les stades antérieurs, se groupent exclusivement suivant les lignes radiales des fentes ; c'est-à-dire qu'ils sont implantés sur les ailerons protoplasmiques qui garnissent ces dernières (fig. LII *f*).

De dix minutes à un quart d'heure après la fixation, commence à s'opérer la *descente du corps dans la loge* (fig. LII *g*). Déjà au stade précédent se différenciait peu à peu, au centre de la face ventrale, un bombement hémisphérique ; il s'accroît progressivement jusqu'à absorber la la plus grande part du cytoplasme, qui, dès lors, se rétracte et fait pour ainsi dire hernie dans la cavité loculaire. Le même mouvement ferme les valves qui se rapprochent par leur sommet devenu libre, l'adhérence du corps à la coque se maintenant exclusivement dans la région

basale des fentes. Ainsi se trouve constitué le facies typique de l'adulte (figures LIII *a* à *d*).

D. Transformation totale en embryon.

Sous l'influence de conditions spéciales, le plus souvent défavorables, certains Acinétiens (peut-être même la grande majorité d'entre eux) jouissent de l'étrange faculté de passer tout entiers à l'état d'embryon et,

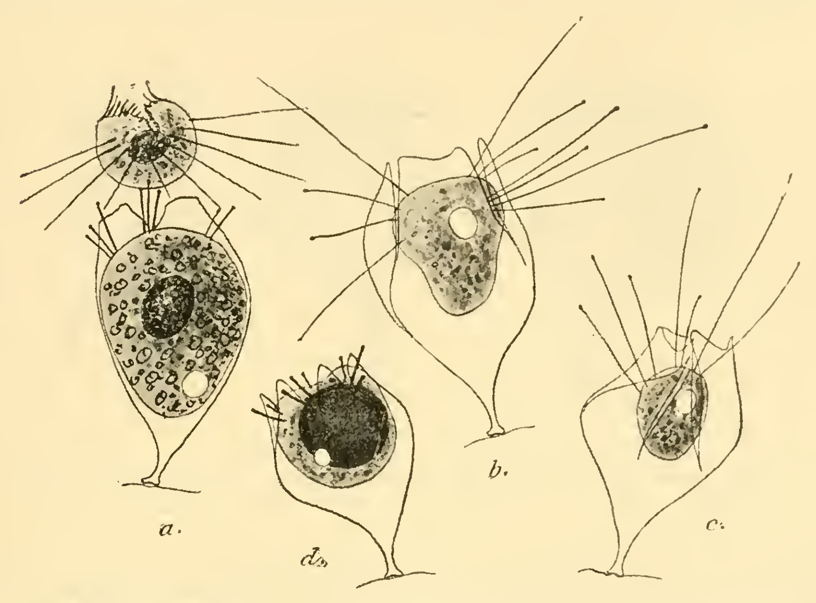


FIG. LIII. *Metacineta mystacina* (EHRG.), × 600. Adultes gras et maigres (l'un *a*, suçant une proie : *Halteria grandinella*, O. F. MÜLLER) pour montrer l'adhérence du corps à la coque par la base des fentes valvaires : en *d*, individu à noyau hypertrophique (stade dégénérescent).

parcourant ainsi une nouvelle phase de vie mobile, peuvent se choisir ailleurs un nouvel emplacement.

Chez les formes qui se reproduisent par division externe, telles que les *Sphærophrya* et les *Podophrya* (STEIN 1859, ENGELMANN 1862, HERTWIG 1876, MAUPAS 1876 et 1889 *in* BÜTSCHLI, p. 1912 et SAND 1901, p. 97) ou encore *Metacineta mystacina* (BÜTSCHLI 1876 et 1889, p. 1913) la transformation totale s'opère sans aucun reliquat, sinon du style ou de la loge, si l'espèce en est pourvue.

Au contraire chez les formes à bourgeonnement interne, comme *Dendrocometes* (BÜTSCHLI 1877, PLATE 1886 et SAND 1901, p. 97) *Stylocometes* (PLATE 1888) ou les diverses *Tokophrya* (KEPPEN 1888, DAN-

GEARD 1893, FILIPJEV 1910, COLLIN 1908 et ici même fig. LIV, p. 188) le processus a lieu à la manière du bourgeonnement habituel, mais sans division du noyau. Il reste donc, comme reliquat, outre les appareils annexes (plaque basale et style), toute l'ancienne cuticule, ainsi que la paroi de la cavité embryonnaire. Le phénomène ressemble alors, au point de vue physiologique, à une sorte de « *mue* » (BÜTSCHLI, 1877).

Au point de vue morphologique et malgré l'enseignement qui semble se dégager naturellement des faits, ce dernier auteur estime (1889, p. 1913) que « *nous devons considérer le passage des Suceurs à l'état d'embryon comme étant homologue au processus correspondant* (passage à l'état mobile) *chez les Vorticellides* ». Ce serait une faculté de « *retour à l'état ancestral cilié* », faculté qui reparaît sans faute chez les embryons, au moment de la reproduction. Quel que soit l'intérêt qui s'attache *a priori* à cette ingénieuse conception, j'ai le regret de ne pouvoir aucunement l'accepter ; car la comparaison tentée par le professeur d'Heidelberg me paraît impossible à soutenir désormais, grâce aux notions nouvelles, aujourd'hui bien établies, au sujet du bourgeonnement.

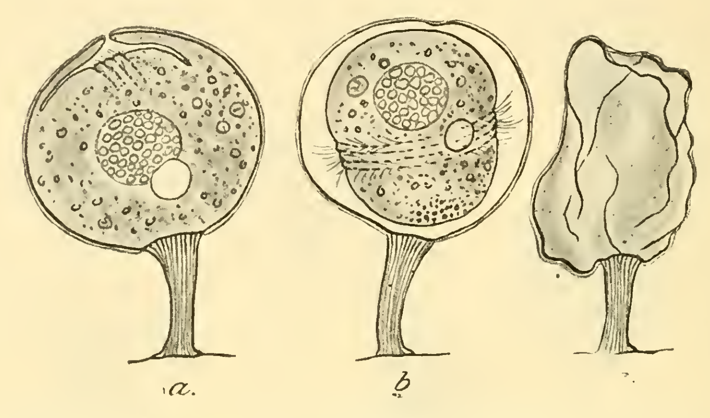


FIG. LIV. *Tokophrya cyclopum* (CL. et L.), × 650. Transformation totale en embryon ; *a*, stade initial ; *b*, stade final ; *c*, dépouille pelliculaire et style, après le départ de l'embryon total.

Quand un Vorticellien fixé (*Epistylis* ou *Opercularia* par exemple) « passe à l'état mobile », il se borne à s'entourer d'une couronne vibratile ou « ceinture locomotrice », puis abandonne son pédicule pour mener la vie errante. Lorsqu'il se fixe de nouveau, il est identiquement le même qu'auparavant et le style qu'il sécrète reprend la place exacte qu'avait le style ancien ; tandis qu'une *Podophrya*, pour « passer à l'état mobile » (phénomène que l'on déclare entièrement comparable avec le pré-

cédent) doit « *devenir embryon* », c'est-à-dire traverser cette même transformation profonde que subit la moitié supérieure du corps, pendant le cours de l'acte reproducteur normal. Le plan des couronnes vibratiles (plan équatorial de la larve en formation) se trouvera nécessairement *perpendiculaire* au plan équatorial de l'Acinète fixé et l'axe du style futur se trouvera orienté à 90° par rapport au style ancien. En dépit des apparences, l'individu mobile n'est en aucune façon un « stade mobile » du précédent ; c'est un *nouvel individu*, autrement orienté. La chose est évidente d'elle-même, sans qu'il y ait à insister, s'il s'agit d'une espèce à bourgeonnement interne.

En conséquence, le phénomène de la transformation totale en embryon, sous quelque aspect qu'il se présente, *doit être interprété comme ayant la valeur d'une véritable division*, mais d'une division *abortive*. Le rejeton supérieur (embryon) est ici seul viable et absorbe à lui seul toute la substance active, l'exemplaire inférieur (ou parent) étant réduit à presque rien, voire même entièrement « *virtuel* » dans le cas des *Sphærophrya*.

J'ai indiqué (**1911**, p. 437 et fig. II *c*) l'existence accidentelle, chez *Tokophrya quadripartita*, d'un bourgeonnement pathologique, à la suite duquel le parent, tout en conservant pour lui (comme dans le bourgeonnement normal) la plus grande part du cytoplasme, ne saurait néanmoins survivre à l'acte reproducteur, parce qu'il demeure *anuclée*. La mort rapide du parent, qui se trouve réduit à une « mince enveloppe », par le départ des embryons multiples, serait d'après MARTIN (**1909** *c*, p. 653) une règle à peu près constante chez les *Ophryodendron*. STEIN a signalé d'autre part (**1854**, pl. VI, fig. 30 et 35) chez *Discophrya astaci*, de même HERTWIG (**1876**) chez *Ephelota gemmipara*, de semblables réductions qui ne semblent pas suivies de mort ; c'est là en somme une autre preuve en faveur de l'opinion que j'ai cru devoir émettre : *On rencontre dans la nature toute la série des transitions du bourgeonnement partiel au bourgeonnement total, ou prétendue* « transformation » *d'un adulte en embryon.*

§ II. — Reproduction par Vermiformes.

Les individus vermiformes, dits encore « lagéniformes » (FRAIPONT (**1877-78**) ont été considérés, jusqu'en ces dernières années, comme exclusivement caractéristiques du genre *Ophryodendron*. Leur présence est connue depuis chez deux autres Acinétiens marins du groupe des TRICHOPHRYIDÆ : *Dendrosomides paguri* (COLLIN **1906** et **1909**) et *Rhabdophrya trimorpha* (CHATTON et COLLIN **1910**). D'autre part, DADAY

(1909) décrit et figure sur une *Solenophrya* (*S. polypoïdes*) un bourgeon basal allongé qui paraît bien un vermiforme, quoique son développement n'ait pas été suivi. Je montrerai enfin que la même interprétation s'applique d'une manière probable aux « bourgeons tentaculés » décrits chez *Tachyblaston*, par MARTIN (1909 *b*).

A. GÉNÈSE DES VERMIFORMES.

L'origine des vermiformes aux dépens des exemplaires proboscidiens, à la suite d'un phénomène de *bourgeonnement externe,* fut admise par presque tous les auteurs qui s'en sont occupés. Deux d'entre eux seulement, s'égarant sur l'hypothèse de leur nature parasitaire, leur dénièrent toute place dans le cycle évolutif : WRIGHT (1859) les considéra d'abord comme des Protozoaires assez voisins des « Grégarines », puis ROBIN (1879) crut pouvoir y reconnaître « les larves filariennes de certains Nématodes ».

Déjà cependant VON KOCK (1876, fig. 22 à 28), s'appuyant sur l'étude de nombreux exemplaires fixés, avait trouvé toute la série des stades du bourgeonnement externe sur les proboscidiens (y compris les phénomènes nucléaires) chez son « *Ophryodendron pedunculatum* » (= *O. pedicellatum*) ; mais il fait remarquer avec juste raison qu'on peut tout aussi bien prendre cette même série exactement en sens inverse, et supposer que l'individu vermiforme est un individu sexuellement différencié, issu d'un embryon comme le proboscidien, et venant s'unir à ce dernier par une conjugaison totale où les noyaux eux-mêmes perdraient leur individualité. L'argument était si fort que BÜTSCHLI (1889) faisant de la question un long exposé critique, n'osa pas la trancher. L'hypothèse de von KOCK lui paraissait même à tel point bien fondée qu'il développe les diverses théories relatives aux vermiformes tout au début du chapitre *de la conjugaison* (p. 1914 à 1916). Il conclut néanmoins qu'il est absolument impossible d'arriver à une opinion certaine sans de nouvelles recherches effectuées *in vivo.*

Celles de SAND (1901, p. 77 et 337), malgré les conclusions très fermes que l'auteur en prétend tirer, n'ont pas avancé de beaucoup l'état de nos connaissances; entre autres, sa figure 8 (pl. XIII) représente le bourgeonnement *chez un proboscidien,* non pas (comme il le croit) chez un lagéniforme.

MARTIN (1909 *c*) a enfin démontré, par la méthode irréprochable de l'observation directe, que l'ébauche du vermiforme apparaît à la

surface apicale ou latérale de l'exemplaire proboscidien, comme une éminence obtuse et trapue, de diamètre bien supérieur à celui du vermiforme entièrement développé et qu'elle s'effile ensuite en s'accroissant beaucoup. Ses résultats, obtenus sur *O. abietinum* et *O, sertulariæ*, se trouvent pleinement d'accord avec ceux de VON KOCH sur *O. pedicella-*



FIG. LV. *Ophryodendron reversum* COLLIN, × 500. *a*, groupe de jeunes vermiformes, fixés isolément ; *b* et *c*, vermiformes adultes et développement progressif du style ; *d*, proboscidien binucléé ; *e*, proboscidien laissant voir inférieurement la trompe très rétractée (tubes internes des suçoirs plongés dans le cytoplasma) ; *f* et *g*, deux proboscidiens à sommet tronqué, l'un d'eux portant 3 vermiformes d'âge différent ; *h*, *i*, proboscidiens ayant chacun un bourgeon vermiforme partiellement ou totalement inclus dans une crypte invaginée ; *a* à *d*, et *h*, *i*, préparations à l'hématoxyline, baume ; *e*, vert de méthyle-glycérine ; *f* et *g*, *in vivo*.

tum, de FRAIPONT sur *O. belgicum* et aussi avec les miens sur *O. annulatorum* (fig. CIV *c* et *d*, p. 393), *O. reversum* (fig. LV *h*, *i*, p. 191) et *Dendrosomides paguri*. La durée du bourgeonnement semble assez considérable, puisque MARTIN (p. 649) compte vingt-quatre heures entre la première apparition de l'ébauche et la libération du bourgeon.

« En section, ajoute ce dernier auteur (*ibid.*) on se rend compte aisément que le bourgeon se forme comme une éminence creuse, et ce fait

explique à la fois la rapidité des premières étapes de son développement et l'énorme inégalité apparente de volume qui existe parfois entre le bourgeon produit et le proboscidiforme qui lui a donné naissance ».

D'après les divers stades aperçus chez *Ophryodendron reversum* (fig. LV *g, h, i*) les vermiformes y naissent à la face apicale du parent, soit complètement à découvert, soit inclus à moitié ou en totalité dans une excavation profonde de cette région du corps. On ne saurait manquer de signaler le très curieux parallélisme qui existe entre ces phénomènes et les trois modes distincts par lesquels se forment les embryons (bourgeonnement externe, demi-externe et interne). Qu'il faille voir là ou non une adaptation protectrice, comme dans le cas de la genèse des larves ciliées internes, il n'en reste pas moins très douteux qu'il existe aucun rapport direct, ou phylogénétique, entre le mode de reproduction par embryons et celui qui a lieu par individus vermiformes. Ces derniers en effet, (malgré leur place latérale dans certains cas au moins) sont toujours orientés dans le sens même du parent, ou très peu obliques avec lui ; *il n'y a pas changement d'axe.*

Chez *O. trinacrium*, on trouve toujours les vermiformes à la base du parent, presque au niveau du style, d'après GRUBER (**1884**, fig. 67) et c'est sans doute en cet endroit qu'est leur lieu d'origine. Il en serait de même, d'après DADAY (**1909**) chez *Solenophrya polypoïdes.* En tous cas, chez *Dendrosomides paguri*, les vermiformes sont insérés d'une façon très constante vers le tiers inférieur du parent et au-dessous du niveau d'où divergent les trois bras (fig. LVIII *a*, p. 198 et fig. C *a* et *b*, p. 385). Chez *Rhabdophrya trimorpha*, le bourgeonnement aurait peut-être lieu vers le milieu du corps (fig. CI *c*, p. 387).

La production successive de plusieurs vermiformes est chose assez commune chez beaucoup d'*Ophryodendron*, ainsi chez *O. abietinum* (CLAPARÈDE et LACHMANN ; puis MARTIN **1909**) chez *O. sertulariae* (ROBIN) *O. multicapitatum* (S. KENT) et *O. reversum* (voir ma fig. LV *g*, p. 191), mais ils sont en général d'âge assez différent, à en juger par leur volume et leur degré de développement. Chez *Dendrosomides paguri*, on trouve rarement deux vermiformes ensemble sur un seul trifurqué (COLLIN **1906**, fig. 2).

B. STRUCTURE DES VERMIFORMES.

A leur état de développement complet, les vermiformes des divers *Ophryodendron* ont un aspect très comparable et, comme le dit avec raison

Martin (**1909** *c*, p. 660) se ressemblent beaucoup plus que les parents entre eux.

Leur pôle basal qui est toujours la plus grosse extrémité de leur corps piriforme allongé, ou parfois sub-cylindrique, repose sur un pédoncule identique à celui des Proboscidiens, quand ceux-ci en ont un (*O. pedicellatum*, *O. trinacrium*, *O. reversum*). De même chez *Dendrosomides* et chez *Rhabdophrya.* Au contraire quand les proboscidiens sont des êtres sessiles, comme chez *O. abietinum* et *O. sertulariae*, les vermiformes possèdent en général un appendice fixateur très spécial, qui n'est peut-être pas l'homologue d'un style proprement dit. Sand chez *O. belgicum* (= *abietinum*) a cru y reconnaître (**1901**, p. 60), un « tentacule fixateur ». Martin déclare avec raison cette hypothèse inadmissible, puisqu'il s'agit d'un organe cuticulaire massif et que l'on trouve souvent des pédoncules abandonnés, soit par la mort de l'animal, soit peut être par son départ.

Ce stylet cylindrique dans lequel on n'a jamais découvert aucune trace de structure (ni gaine, ni faisceau strié) est terminé en haut par une pointe aiguë qui plonge *à même dans l'endoplasme* (Robin, Fraipont, Sand, Martin) et non pas seulement dans une profonde invagination du pôle basal du corps, ainsi que cela a lieu pour le style de beaucoup d'embryons (*A. papillifera*, *T. quadripartita*, etc. p. 180). En bas, il est fixé au substratum, soit par un élargissement disciforme en ventouse (*O. abietinum*) soit par une sorte de crampon à plusieurs branches (*O. sertulariae*). Chez cette dernière espèce, on rencontre assez souvent le pédoncule bien développé chez des individus vermiformes encore fixés sur le parent (Robin **1879**, et fig. ciii *b*, p. 392 du présent travail). Je ne saurais dire toutefois si ce développement précoce constitue bien le mode normal ou si, peut-être, il est comparable à l'évolution sur place des embryons non libérés d'*Ephelota bütschliana* (p. 167).

En tous cas, à cause de ses rapports spéciaux avec le corps protoplasmique et à cause aussi de l'absence de structure, j'hésite à considérer comme équivalent à un pédoncule vrai ce *stylet fixateur.* J'aimerais mieux l'homologuer aux crochets des Trichodines ou encore au crampon recourbé de quelques autres Infusoires des genres *Dysteria*, *Onychodactylus* et *Hoplitophrya.* Les organes capités multiples signalés par Gruber (**1884**) chez *Ophryodendron variabile*, interprétés par Sand (**1901**, p. 202) comme étant des « tentacules », auraient aussi, à mon avis, cette même signification d'appareils adhésifs, dépendances du tégument.

Quant à l'extrémité antérieure du corps, elle se distingue d'ordinaire par sa très grande mobilité et s'atténue progressivement en une sorte de col extrêmement contractile. Le pôle distal se termine en ventouse, ainsi que CLAPARÈDE et LACHMANN l'avaient déjà remarqué sur *O. abietinum*, HINCKS (1873) sur *O. pedicellatum* et GRUBER (1884) chez *O. trinacrium*.

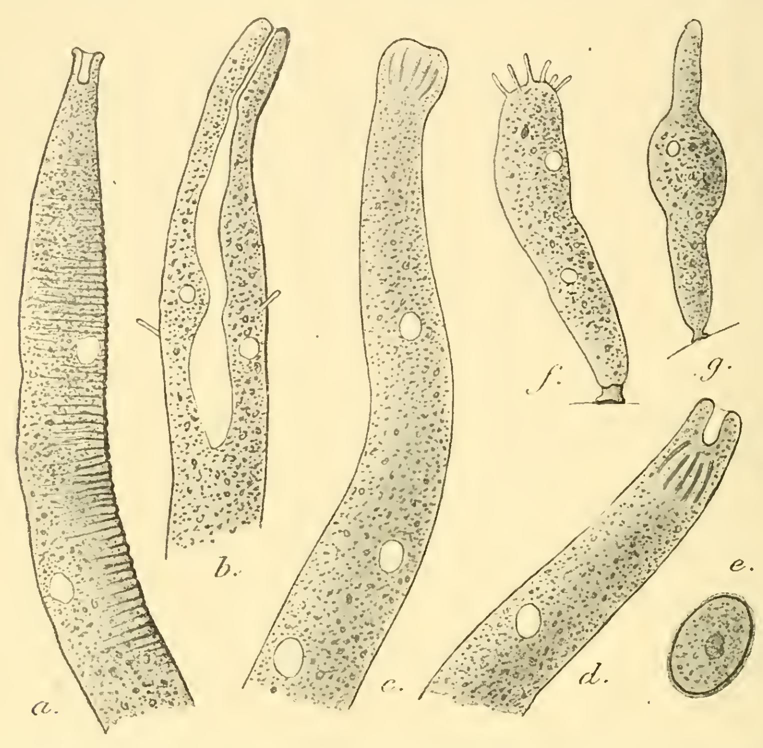


FIG. LVI. *Dendrosomides paguri* COLLIN. *a* à *d*, extrémité antérieure de plusieurs vermiformes ; *a*, avec plis cuticulaires et ventouse ; *b*, avec 2 suçoirs latéraux et canal antérieur menant à une longue vacuole (artefact de dégénérescence ?), *c*, avec faisceau terminal de suçoirs invaginés (tubes internes) ; *d*, même aspect avec ventouse ; *e*, coupe transversale (elliptique) d'une vermiforme ; *f* et *g*, très jeunes individus pouvant provenir d'embryons. (Le tout *in vivo* : *a* à *e*, × 600 ; *f*, *g*, × 400).

Cette ventouse d'après MARTIN (**1909** *c*) est capable d'une succion puissante et peut servir au vermiforme, soit pour s'accrocher aux objets qui l'entourent et sur lesquels il rampe à la façon d'une sangsue, soit même pour l'absorption d'éléments figurés. L'auteur ajoute ici cette très curieuse indication : « Si l'on examine avec soin l'extrémité apicale d'un individu vermiforme, on voit un mince tube s'ouvrir à la surface, au centre de la dépression, et par l'autre bout dans une longue vacuole que l'on remarque sur les coupes comme s'étendant presque jusqu'à l'extrémité proximale (basale) du corps de l'animal » (p. 642 et text fig. 2 *a* et *b*).

Chez les individus vermiformes de *Dendrosomides paguri*, dont l'extrémité antérieure se montre elle aussi capable de se dilater et de s'invaginer plus ou moins en ventouse (fig. LVI, *a*, *c*, *d* ; p. 194) j'ai revu également, mais *une seule fois* (fig. LVI *b*) une structure identique. Mais comme elle n'était apparue, chez l'individu en question, qu'après un séjour prolongé de deux jours en chambre humide, et que d'autre part, je n'en ai vu aucune trace chez des centaines d'autres exemplaires vermiformes de *Dendrosomides* ou d'*Ophryodendron*, examinés sur le vivant ou après fixation (en préparations totales et sur coupes), je la tiens pour artificielle et n'y vois qu'une *vacuole de dégénérescence*, semblable à celles qui se produisent chez tant d'autres Acinétiens, au cours de la nécrose. La mise en communication avec la ventouse terminale s'explique aisément par le fait qu'il existe, précisément en cet endroit, un point de moindre résistance. MARTIN, d'ailleurs, a remarqué lui-même (p. 642) que le « premier signe d'altérations sur un proboscidiforme vivant, consiste dans l'apparition de gouttelettes de cytoplasme clair (boules sarcodiques de DUJARDIN) à l'extrémité des suçoirs, tandis que le même phénomène se traduit chez les vermiformes par l'apparition d'une goutte semblable à la surface apicale libre ».

C. Destinée des vermiformes et leur signification dans le cycle évolutif.

Sans reprendre ici l'historique de toutes les hypothèses qui ont été émises sur le rôle et la signification des individus vermiformes (car on trouvera cet exposé complet déjà fait dans BÜTSCHLI et dans le mémoire plus récent de MARTIN **1909** *c*), j'indiquerai simplement, dans ses traits principaux, l'*état actuel de la question.*

MARTIN (**1909** *c*) établit comme suit le cycle évolutif des deux espèces d'*Ophryodendron* qu'il a plus spécialement étudiées : *O. abietinum* et *O. sertulariae.* Les vermiformes proviennent des exemplaires proboscidiens par bourgeonnement externe, mais *ne se transforment jamais eux-mêmes en nouveaux proboscidiens.* Ceux-ci proviennent exclusivement de la fixation d'embryons, lesquels sont produits indifféremment soit par les vermiformes, soit par les proboscidiens. Il y a donc *dimorphisme total*, chez ces espèces au moins ; mais comme la conjugaison nous demeure jusqu'ici entièrement inconnue, rien n'empêche *a priori* (ceci étant dit, non plus par MARTIN, mais par moi) de reprendre, sous une autre forme,

l'hypothèse de von Kock et Bütschli et de supposer que ce dimorphisme puisse être *de nature sexuelle.* Quoi d'impossible, en effet, à ce que les vermiformes, après avoir été produits par un proboscidien, s'unissent

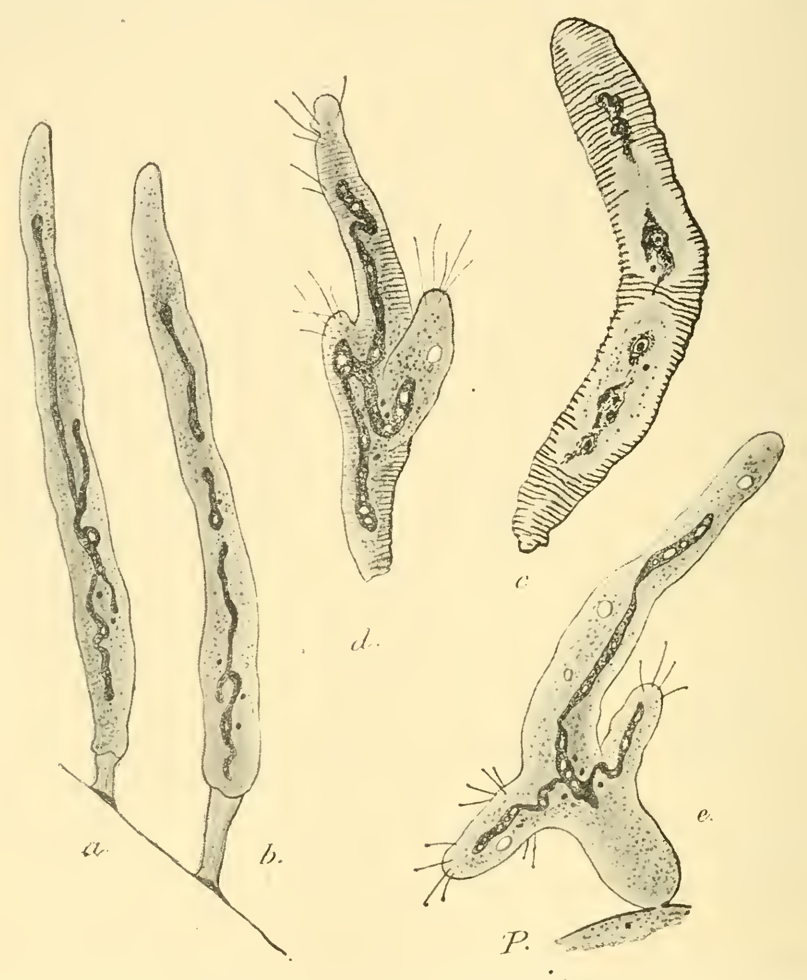


Fig. lvii. *Dendrosomides paguri* Collin, × 400. *a* et *b*, vermiformes pédonculés à macronucléus rameux ou fragmenté ; *c*, coupe tangentielle d'un vermiforme montrant les stries ectoplasmiques sidérophiles (ondes de contraction ?) ; *d*, *e*, deux stades de la transformation du vermiforme en trifurqué (le dernier non encore détaché du parent, P) ; *a*, *b*, *d*, *e*, prép. totales au carmin boracique ; *c*, coloration sur coupes à l'hématoxyline ferrique.

plus tard avec un autre, en servant de microgamètes ; ou bien encore s'unissent entre eux avec fusion temporaire ou définitive ? Je ne dirai certes pas que cela me paraît « probable », mais du moins cette voie reste ouverte, pouvant servir de direction à de futures recherches.

D'ailleurs, est-il bien sûr que le dimorphisme existe avec mêmes caractères chez d'autres espèces du genre beaucoup moins évoluées, et où la différence d'aspect est beaucoup moins considérable aussi entre le vermiforme et le proboscidien, comme chez les *O. pedicellatum*, *O. trinacrium*, *O. annulatorum*, *O. reversum* ? Il serait bon qu'une de ces espèces aussi soit de nouveau bien étudiée pour pouvoir établir sur des bases suffisantes une conclusion d'ensemble.

En tous cas, il est un fait certain : comme je l'ai déjà annoncé (**1909**), je suis en état de prouver par une série de préparations qu'il y a bien, chez *Dendrosomides paguri*, transformation réelle et effective des individus vermiformes en individus trifurqués, ces derniers représentant l'équivalent exact des exemplaires proboscidiens chez les *Ophryodendron*. En effet, on aperçoit fort souvent, chez les grands vermiformes, soit un faisceau apical de suçoirs formés de très bonne heure, sans doute par invagination (cf. Eismond **1891**, pour *Dendrocometes*) en dedans de la pellicule : fig. LVI *c* et *d*, (p. 194) et fig. IX *a* et *b* (p. 67), soit des suçoirs disséminés sur divers points du corps protoplasmique (fig. LVI *b*) ou groupés en faisceaux latéraux (fig. LVIII *c*, p. 198).

En outre, les vermiformes, après s'être fixés par une sorte de ventouse basilaire (fig. LVIII *c*), acquièrent bientôt un style entièrement semblable à celui du parent qui les a produits : fig. IX *a* et *b* (p. 67) et fig. LVII *a* et *b* (p. 196). Il ne leur reste plus, pour devenir en tout pareils aux trifurqués, qu'à émettre par leur partie basale deux expansions plus ou moins symétriques qui s'accroîtront bientôt jusqu'à égaler la branche mère et où l'on voit, dès le début, s'insinuer un rameau nucléaire. L'individu de la figure LVII *d*, qui est au premier stade de cette métamorphose, a conservé tout autour de son axe les stries transversales régulières dues à la contraction et si hautement caractéristiques des individus vermiformes (cf. fig. LVI *a*, p. 194). La transformation s'opère quelquefois alors que le vermiforme n'a pas encore quitté l'individu parent (fig. LVII *e*), ou même n'a pas atteint son complet développement, comme avant la rupture de l'isthme nucléaire ; mais ces cas (fig. LVIII *b*, p. 198) sont plutôt exceptionnels, autant qu'il m'a semblé.

Chez *Rhabdophrya trimorpha*, il y a (comme le nom l'indique) en plus du type tentaculé, *deux sortes* de vermiformes : des vermiformes de grande taille, en tout semblables à ceux des *Ophryodendron* et de *Dendrosomides*, et des vermiformes réduits ou « *individus unciformes* », qui, outre leurs caractères de structure, se distinguent par leur siège tout spécial

sur le Copépode hôte : ils occupent exclusivement l'article subterminal renflé sur les antennes des mâles. Aucun stade de transition n'ayant été jusqu'ici rencontré, on ignore les rapports de ces trois formes entre elles, ainsi que leur place dans le cycle (probablement complexe) et l'on peut



FIG. LVIII. *Dendrosomides paguri* COLLIN (× 450). Prép. totales au carmin boracique ; *a*, exemplaire trifurqué ayant bourgeonné un vermiforme qui lui-même commence déjà, avant d'être libéré, à se transformer en trifurqué ; *c*, très grand vermiforme (représenté plié, faute de place), garni de tentacules sur ses 2/3 inférieurs, et laissant voir l'ébauche d'un faisceau terminal de suçoirs. En *a*, *b* et *c*, abondance de « *tinctine* » dans tout le cytoplasme.

faire à leur sujet au plus des hypothèses (voir CHATTON et COLLIN, **1910**).

Enfin, comme je l'ai dit au début de ce chapitre, j'interprète comme vermiformes les très curieux « bourgeons tentaculés » à facies de *Rhyncheta*, qui ont été décrits par MARTIN (**1909** *b*) dans le cycle de *Tachyblaston*.

Ce parasite d'*Ephelota gemmipara* émet des embryons ciliés qui, sortant de l'Infusoire hôte, se fixent aux corps voisins (par ex. au style même d'*Ephelota*) et se développent là en un Acinète pédonculé et pourvu d'une coque, comparé par MARTIN (à tort à mon avis, p. 358) avec l'*Acinetopsis rara* de CH. ROBIN (1879). Aussitôt sa coque formée, l'animalcule se met à bourgeonner ; les produits sont piriformes avec la base munie d'une sorte de ventouse adhésive et l'autre extrémité prolongée en un long col flexible et rétractile que MARTIN homologue avec le « tentacule » unique possédé par un *Rhyncheta*. Je crois beaucoup plus naturel de faire de cette extrémité (à laquelle d'ailleurs l'auteur ne semble pas avoir trouvé la structure typique d'un suçoir, en particulier le canal interne), un simple équivalent de la partie mobile du corps chez les bourgeons vermiformes des *Ophryodendron*. Ce rapprochement est encore confirmé par le fait que ces bourgeons, d'après MARTIN, rampent sur les styles d'*Ephelota*, en se fixant alternativement par l'une et l'autre extrémités (tout comme font sur les tiges d'Hydraires ou sur d'autres supports les larves vermiformes), et c'est ainsi qu'ils réinfectent de nouveaux individus de l'espèce qui leur sert d'hôte.

On voit par ces exemples que la signification des vermiformes et la place qu'ils occupent dans le cycle évolutif, est sujette à varier beaucoup selon les divers genres où on les considère et que, pour bien définir leur valeur morphologique, il importe de considérer l'ensemble, non tel ou tel cas pris à part.

J'ai cru pouvoir proposer, au début du chapitre, le terme de « *larves nématoïdes* » pour caractériser les vermiformes. Outre que ce nom rappelle bien leur forme et leurs mouvements (même le ridement transverse causé par la contraction), et consacre le souvenir de l'erreur de ROBIN concernant leur nature, il me semble approprié à leur vraie signification. Ce sont, sans conteste possible, des *larves* (au même titre que les embryons) lorsque chez *Dendrosomides*, ils se transforment en individus tentaculés représentant le stade *adulte*. Ce sont des larves aussi, dans le cas de *Tachyblaston*, puisque après pénétration dans l'hôte ils se transforment en *adultes* sphériques, comparables au stade interne d'une *Sphærophrya* ou d'une *Endosphæra*, capables de produire les embryons ciliés. Par suite du cycle compliqué mêlé au parasitisme, il y a ici *alternance régulière des deux générations* (les bourgeons vermiformes et les embryons ciliés), chacune d'elles en se développant donnant naissance à l'autre. Enfin, chez *Ophryodendron*, en admettant que le dimorphisme absolu démontré par MARTIN

soit une disposition commune à toutes les espèces du genre (ce qui n'est pas prouvé), les vermiformes sont encore comparables à des *larves*, mais à des larves spécialisées, atteintes de *néoténie*, c'est-à-dire devenues incapables d'évoluer en adultes et pouvant néanmoins se reproduire comme les adultes, tout en conservant par ailleurs leurs caractères larvaires. On s'explique ainsi fort bien que chez les *Ophryodendron*, vermiformes et proboscidiens se montrent également aptes à produire des embryons (1).

Cette manière d'envisager les individus vermiformes s'accorde d'ailleurs fort bien avec l'interprétation théorique à laquelle est arrivé MARTIN (p. 660) pour les seuls *Ophryodendron.* Partant de ce fait que, dans les diverses espèces du genre, les vermiformes sont beaucoup moins différents entre eux que les individus proboscidiens, l'auteur suppose que ces derniers « *représentent d'une façon plus précise le type ancestral Acinétien, tandis que le vermiforme est d'apparition plus récente* » par conséquent moins transformé et moins diversifié par les conditions du milieu.

Quant à savoir *à quelle adaptation* répond la genèse des vermiformes, chez les différents genres qui en possèdent et quel est le *rôle biologique* de ces individus spécialisés, j'estime que c'est pour le moment un problème insoluble. Sans doute, ils constituent pour l'espèce un mode de dissémination, par leur mobilité pendant la période de vie libre ; mais cette mobilité est de beaucoup inférieure à celle des embryons ciliés produits par les proboscidiens comme par les vermiformes eux-mêmes, donc ne constitue pas un avantage marqué dans la « lutte pour la vie » entendue selon DARWIN. D'autre part, comme le fait remarquer MARTIN (p. 661), les individus vermiformes sont de beaucoup inférieurs aux exemplaires proboscidiens comme productivité, le nombre d'embryons qu'ils sont capables de contenir en une seule fois étant toujours moins grand. Ils ne paraissent donc pas, sous ce rapport non plus, pouvoir être une acquisition vraiment utile.

L'énigme se trouvera peut-être résolue quand sera découverte la partie qui nous manque du cycle évolutif des *Ophrydendron* et autres genres voisins : l'évolution gamogonique.

(1) SAND (**1901**, p. 77) pense que c'est là un caractère qui prouve que les deux formes « *sont aussi adultes l'une que l'autre.* » Il semble d'ailleurs souvent les avoir confondues, chez l'*Ophryodendren belgicum* (= *abitienum*) qu'il a plus spécialement étudié ; il admet que l'une et l'autre se reproduisent par bourgeonnement externe (voir plus haut, p. 190), se transforment l'une dans l'autre, et « qu'il n'y a pas plus de différence entre un Proboscidien et un Lagéniforme qu'entre un *Dendrocometes* dont les bras sont étalés et un *Dendrocometes* qui les a rétractés. » Quiconque a vu des *Ophryodendron*, même sur les dessins des auteurs qui s'en sont occupés, hésiterait, je pense, à souscrire à cette formule étrange.

§ III. — Reproduction par fissiparité.

Sand distingue avec raison, sous le nom de fissiparité ou « *scissiparité* » (1901, p. 93) le mode reproducteur par lequel un *adulte* donne d'emblée naissance à d'autres exemplaires *adultes* sans que les produits aient à passer par une phase larvaire, donc *sans métamorphose.*

L'exemple classique du fait est la division binaire égale dans le genre *Hypocoma*. Plate (1888, pl. III, fig. 4) la signale chez *H. zoothamni* et je l'ai représentée moi-même ici (fig. lxxvi, p. 274 et fig. cxi, p. 421) chez *H. acinetarum* et *H. ascidiarum*. Elle s'opère « transversalement » par rapport au grand axe antéro-postérieur, mais en même temps « verticalement », si l'on oriente l'Infusoire selon son axe dorsi-ventral. Cette fissiparité est donc complètement homologue à celles des Infusoires ciliés, Vorticelliens ou autres. Mais d'autre part *Hypocoma*, malgré son tentacule unique ventral, ne peut guère être considéré comme étant un véritable Acinétien *adulte ;* c'est bien plutôt un embryon incapable de poursuivre le cycle évolutif complet que parcourent les autres formes, et conservant pour se reproduire son facies larvaire. Nous avons vu plus haut (chap. IV, p. 177) la *division des embryons* être un phénomène fréquent chez d'autres Acinètes, tels que les *Ophryodendron* ou les *Endosphæra*. Elle s'opère dans le même sens, c'est-à-dire suivant une direction perpendiculaire au plan des couronnes vibratiles (voir Martin 1909 *c*, pl. XV, fig. 8).

C'est aussi dans une direction verticale, *passant par l'axe dorsiventral*, que devrait *a priori* s'effectuer la fissiparité des Acinètes adultes, si vraiment elle existe ; mais elle ne repose encore jusqu'ici, semble-t-il, *sur aucun fait indiscutable.* Il est possible, non démontré, que l'on doive y rapporter la division binaire égale (sans tentacules, ni cils) des *Sphærophrya* parasites, à l'intérieur de l'hôte, ou encore celle de *Tachyblaston* dans les mêmes conditions (Martin 1909 *b*, p. 183), ou de *Podophrya fixa* (chap. VI, p. 250 et fig. 13 et 14, pl. I) sous la membrane du kyste. Il s'agit dans tous ces cas d'Acinétiens sphériques, à un stade de repos, sans polarité définie au point de vue morphologique ; on ne saurait donc les orienter et l'hypothèse qu'il y a là *bourgeonnement véritable, avec changement d'axe*, comme dans la division des mêmes formes aux stades libres, reste après tout, très séduisante.

Beaucoup plus curieuse serait (à cause de son orientation certaine suivant l'axe dorsiventral) la fissiparité binaire décrite par G. Entz

(1879) chez *Acineta tuberosa*, par STOKES (1885 *b*) chez *Solenophrya pera* et enfin par SCHNEIDER (1888, pl. VIII, fig. 7, 8, 9) chez *Stylocometes*. Mais en parlant du premier cas, BÜTSCHLI (1889, p. 1891) ne craint pas d'affirmer qu' « *étant donné son isolement complet, il paraît presque incroyable* » ; le deuxième n'a pas été *suivi*, mais simplement *conclu*, l'auteur ayant plusieurs fois rencontré deux individus côte à côte, occupant la même loge, ainsi qu'on l'observe souvent chez les diverses Cothurnies dont la division fissipare suivant l'axe est un fait bien connu ; enfin, pour le troisième, HICKSON, et WADSWORTH (1902) ont montré qu'il s'agissait (voir plus loin, p. 226) d'une manière au moins très probable, d'un couple en conjugaison, avec *copulation temporaire des macronucléi* (fig. 7 de SCHNEIDER), les deux autres figures (fig. 8 et fig. 9) de ce dernier auteur représentant, à mon avis, une fragmentation nucléaire tout à fait accidentelle, *sans division cytoplasmique*.

Si nous ajoutons à cela la « fissiparité transverse » d'*Acineta* (*Trichophrya* ?) *simplex* (ZACCHARIAS 1893) qui est peut-être un bourgeonnement comme celui des *Podophrya*, puis celle d'*Acineta* (*Paracineta*) *bifaria* (STOKES 1887) qui en est même certainement un, nous aurons épuisé la liste de tous ces cas problématiques, à l'exception d'un seul : la division binaire et d'aspect très particulier, décrite par SAVILLE KENT (1880-82, p. 821 et fig. 55 et 56, pl. XLVI), chez sa « *Podophrya mollis* », qui n'est pas autre chose que *Tokophrya lemnarum* (voir sur ce point, p. 333). L'auteur assure avoir suivi en entier *in vivo* l'évolution du phénomène ; de telle sorte qu'une mise en doute pure et simple pourrait sembler intempestive. L'hypothèse proposée par BÜTSCHLI (1889, p. 1914), à savoir celle d'une confusion possible avec un couple conjugué, ne satisfait pas davantage, car SAVILLE KENT lui-même (*loc. cit.*) a prévu l'argument et remarque, avec soin, que sa deuxième figure « pourrait être interprétée comme acte de conjugaison, si elle n'était accompagnée d'un texte explicatif ». D'autre part, il assista, dit-il, à la séparation des deux individus ; or, il est presque certain que chez *T. lemnarum*, comme chez *T. infusionum* (STEIN, 1854), *T. pyrum* (CLAPARÈDE et LACHMANN 1858-61), *T. cyclopum* (MAUPAS 1889), il y a conjugaison totale, avec fusion définitive du corps des deux conjoints. En l'absence d'interprétation probable et ne pouvant pas non plus admettre intégralement la version de l'auteur anglais, sans toucher au fantastique (voir en particulier la façon dont se formerait le style nouveau, par soudure de deux tentacules !) nous devons

renoncer à savoir, au moins pour le moment, ce qu'il a en fait observé.

Un curieux *bourgeonnement apical* d'un adulte par un autre, avec sécrétion immédiate de la loge du bourgeon, aurait lieu selon GRUBER (**1879**) chez *Metacineta mystacina* et aussi, d'après SAND (**1901**, p. 94, 147 et 365) chez *Paracineta divisa* (= *patula*) et chez *P. livadiana*. Aucun de ces trois exemples (hâtons-nous de l'ajouter) n'a pu être suivi en entier sur le vif et SAND, en particulier, *n'a jamais assisté à la séparation de l'individu jeune*. Le fait s'explique fort aisément, car il s'agit ici sans doute, comme dans beaucoup d'autres cas aujourd'hui bien connus (CLAPARÈDE et LACHMANN, *Etudes* III, pl. I, fig. 10 et pl. III, fig. 10 *c* ; COLLIN **1911**, fig. XII, p. 452 ; XXV, p. 466 et XXVI, p. 467), d'un *bourgeonnement abortif* au cours duquel l'embryon, ne parvenant pas à se libérer, se développe sur place en adulte. Les figures 11 à 14 de GRUBER, pour *M. mystacina*, se rapportent probablement à ce dernier phénomène et montrent l'évolution de deux bourgeonnements successifs ; tandis que les figures 8, 9, 10, 15 du même auteur concernent, comme l'avait déjà soupçonné BÜTSCHLI (**1889**, p. 1891), tout une série de stades de la conjugaison. Il en sera question plus loin (chap. V, p. 212) d'une façon plus opportune.

Enfin SAND considère comme se rapportant encore à la *scissiparité* (qui peut être « simple ou multiple », dit-il, **1901**, p. 93) la formation de *bourgeons tentaculés*, chez les *Ephelota* et chez *Podocyathus*. J'ai indiqué plus haut (p. 165) leur nature véritable d'embryons abortifs, à libération tardive et à développement sur place, précisément de même que dans les trois exemples qui viennent d'être cités. Mais je n'en crois pas moins à l'existence probable de la fissiparité vraie (qui est toujours ici une *fissiparité binaire*) chez les *Ephelota* et en particulier chez *E. gemmipara*. Elle est invariablement « transversale », jamais « longitudinale », contrairement à ce qu'en dit SAND (*ibid.*), et la figure même qu'il invoque pour prouver ce dernier point (**1901**, pl. III, fig. 12) me donne raison contre lui : le plan de séparation se trouve être perpendiculaire au grand axe (*axe dorsiventral*) ou à peine un peu oblique.

Un tel mode reproducteur paraît ici très rare et étroitement spécialisé : il serait en rapport exclusif avec les phénomènes précédant la zygose et a peut-être la valeur d'une *division sexuelle ;* j'en ai parlé deux fois déjà (**1907** et **1909** *a*) et je donnerai tous les détails que je connais à son sujet, au chapitre suivant (p. 209), sans pouvoir toutefois conclure avec une entière certitude.

CHAPITRE V.

CONJUGAISON.

Très souvent les anciens auteurs ont eu l'occasion d'observer des Acinètes en syzygie, bien que le phénomène paraisse en somme beaucoup plus rare, dans les conditions naturelles, qu'il ne l'est chez les Ciliés. Ces remarques dont la liste complète est donnée par Bütschli (**1889**, p. 1914) se bornent d'ordinaire à des renseignements succincts sur l'aspect extérieur des couples, la position réciproque des conjoints et parfois leur destinée.

Seuls Schneider (**1886, 1887**) puis Plate (**1886, 1888**) ont étudié avec quelque détail l'évolution dégénérative du macronucléus et sa fragmentation ; mais, n'ayant point aperçu les micronucléi, ils supposent que le noyau végétatif nouveau se reforme aux dépens des débris de l'ancien (Schneider), ou par condensation nouvelle, autour d'un point donné, de toute la chromatine dissoute au sein du cytoplasme (Plate).

Ces notions erronées, conçues *à priori*, devaient bientôt s'évanouir devant des faits d'observation précis : en **1888**, Keppen faisait connaître et figurait distinctement les fuseaux micronucléaires chez *Acineta papillifera*, puis concluait à l'origine microkaryogamique du macronucléus nouveau. Presque simultanément, Bütschli (**1889**, p. 1889), puis Maupas (**1889**, p. 386), faisaient valoir dans le même sens, contre Schneider et Plate, des arguments tirés des figures mêmes de ces auteurs et affirmaient l'analogie pleine et entière du phénomène sexuel chez les Ciliés et les Suceurs.

Maupas (ibid. p. 385-6) s'appuyait par ailleurs, en formulant cette opinion, sur ses propres recherches concernant la conjugaison de deux autres Acinétiens : *Podophrya fixa* et *Tokophrya cyclopum*. Après l'énumération sommaire des stades observés par lui (observations dont le détail n'a point paru depuis), il se résume ainsi : « Je n'ai pas besoin d'insister pour montrer combien tout cela concorde parfaitement avec la conjugaison des Ciliés. *Il est donc inutile de vouloir rechercher chez les Acinétiens un type de conjugaison sans micronucléus. Dans les cas où quelques auteurs ont cru à l'absence de cet organe, nous pouvons affirmer qu'ils n'ont pas su le voir* ».

En vain, Sand (**1901**, p. 98 à 102), reprenant à son tour la question, crut devoir faire table rase des observations antérieures (surtout de celles

de MAUPAS à qui sa compétence sur ce sujet spécial méritait, semble-t-il, plus d'égards). S'appuyant sur un bagage extrêmement restreint de données personnelles, qu'on pourrait même plutôt nommer une *absence de documents*, il ne craint point d'affirmer que la conjugaison des Suceurs « *consiste essentiellement en une plastogamie* », *sans* « *le moindre mélange nucléaire* ». Si le macronucléus se fragmente, dit-il, c'est « pour se baigner dans le cytoplasme rénové et se reconstituer ensuite » (p. 100).

Le succès de cette théorie, fondée exclusivement sur des affirmations sans preuve, fut de courte durée ; car bientôt HICKSON et WADSWORTH (**1902**) en suivant pour la première fois une évolution micronucléaire sans lacune chez *Dendrocometes*, démontraient par là même d'une manière irréfutable que la conjugaison des Acinètes ne diffère en rien d'essentiel de la conjugaison des Infusoires ciliés. Les données plus fragmentaires de G. ENTZ (**1902**) sur *Acineta tripharetrata*, de MARTIN (**1909** *a*) sur *A. papillifera*, ainsi que les miennes propres, confirment cette conclusion.

§ I. — Phénomènes cytoplasmiques.

A. MISE EN RAPPORT DES CONJUGANTS.

Chez les êtres mobiles, comme le sont la plupart des Infusoires ciliés, la rencontre des divers individus aptes à s'unir sexuellement s'opère sans grande difficulté, par le fait même de la natation libre et par simple adhérence au contact. Pour certaines formes fixées, comme les Vorticellides, l'un au moins des gamètes (gamète ♂ ou microgamète) acquiert une mobilité temporaire pour aller s'unir à l'autre.

Au contraire, chez les Acinètes, comme chez *Spirochona* et chez *Kentrochona*, ce sont presque toujours deux organismes similaires, semblablement fixés, qui doivent prendre contact et s'unir ; l'accouplement exige un voisinage préétabli.

L'attraction sexuelle, qui débute de très bonne heure entre les futurs conjoints, se manifeste ici par des déformations cytoplasmiques ayant l'aspect de pseudopodes. Chez *Dendrocometes paradoxus*, d'après SCHNEIDER (**1886**) et PLATE (**1886**), les deux individus émettent l'un vers l'autre un prolongement du corps par le moyen duquel ils se rencontrent, s'unissent et fusionnent leurs cytoplasmes au cours de la conjugaison. A la fin du phénomène, les deux appendices se séparent et peu à peu se résorbent. On n'est pas tout à fait d'accord sur leur valeur morphologique, car

tandis que Schneider les considère comme des bras abortifs (et c'est aussi l'avis de Bütschli 1889), Hickson et Wadsworth (1902) continuent d'en faire avec Plate (1886) des organes de circonstance non homologues à d'autres appendices de l'état de repos, et les désignent du terme spécial de « *processus conjugatifs* ».

Chez *Stylocometes*, l'union a lieu de même, mais l'appendice est bien certainement ici un bras transformé, car Plate (1888) a encore distinctement reconnu, à son intérieur, le canal tentaculaire.

Sur certains exemplaires d'*Acineta papillifera*, Keppen (1888) avait observé la formation d'une sorte de hernie protoplasmique à l'un des angles apico-latéraux, donc à la base d'un des faisceaux de tentacules, et il tenait ce processus pour le prélude de la formation d'un « embryon externe ». Martin (1909 *a*) a reconnu qu'il s'agissait là en réalité d'une expansion spéciale en rapport immédiat avec l'accouplement, donc tout à fait comparable aux « processus conjugatifs » de *Dendrocometes*. Chose assez remarquable, le macronucléus de chacun des conjoints montre une tendance très nette à s'engager à l'intérieur du processus, comme sur la figure 29 (pl.II) de Keppen, ou 9 (pl. VII)) de Martin ; non pas sans doute qu'il subisse lui aussi l'attraction sexuelle à la façon du cytoplasme, mais plutôt parce qu'il se trouve porté passivement en cet endroit par les courants plasmiques et par la rupture d'équilibre qui donne naissance au pseudopode. Les cas où celui-ci apparaît très gonflé, avec le noyau entier à son intérieur et quelques tentacules épars à sa surface comme sur la figure 27 (pl. II) de Keppen, sont sûrement pathologiques et concernent des exemplaires déjà partiellement nécrosés. J'ai obtenu ce phénomène maintes fois, au bout d'un certain temps d'observation entre lame et lamelle et les individus arrivés à ce stade se montraient incapables de retour à l'état normal. Du reste, quand le diverticule se détache, ce qui arrive quelquefois, d'après Keppen lui-même (1888, p. 57), on le voit éclater et se dissoudre en multiples granules dans le liquide de la préparation. Il s'agit donc, bien certainement, d'une simple diffluence qui se produit en cet endroit à cause de la minceur plus grande de la couche tégumentaire et non d'un acte reproducteur, comme l'a cru l'auteur russe.

Chez *Tokophrya cyclopum*, en affamant brusquement une culture intensive sur *Cyclops*, j'ai réussi à déterminer expérimentalement la maturité sexuelle presque simultanée d'un grand nombre d'individus. Dans ces conditions, les attractions sexuelles sont multiples et l'on

observe très souvent deux, trois et même quatre « processus conjugatifs » pour un seul exemplaire (pl. I, fig. 3 à 7). Ces appendices atteignent parfois des dimensions énormes, dépassant en longueur le corps de l'animal (fig. 4). Quand il n'existe qu'une expansion pseudopodique unique (fig. 1 et 2, pl. I) le noyau a souvent tendance à s'y porter, comme chez *A. papillifera*. Généralement un seul « processus » se trouve utilisé par chacun des conjoints (sauf les cas de *conjugaisons triples* qui ne sont pas rares, nous le verrons) et les autres se résorbent après l'accouplement ; il peut arriver cependant que deux pseudopodes nés d'une façon indépendante et sans doute en réponse à des excitations sexuelles distinctes, arrivent à converger ensuite et à prendre contact l'un et l'autre avec un partenaire unique (ainsi pour le conjoint de droite, sur la fig. 7, pl. I). Il peut même se produire un fait beaucoup plus inattendu, lorsque, après l'excitation sexuelle, aucun des processus émis ne réussit à s'accoupler : deux pseudopodes *d'un seul et même individu* se recourbent l'un vers l'autre, viennent en contact intime et se soudent, réalisant ainsi une véritable « *autozygose* » (voir fig. 5 et 6, pl. I). Je n'ai rencontré que des stades de début du phénomène et ne saurais actuellement préciser si la suite peut donner lieu, soit à une évolution parthénogénétique, soit à une fécondation autogame. Sur l'exemplaire de la figure 5, le micronucléus unique est déjà légèrement gonflé, comme au début de la prophase, et sur la figure 6 plusieurs granules chromatiques vacuolaires se trouvent épars dans le cytoplasme, sans qu'on puisse affirmer avec quelque certitude s'ils représentent ou non des micronucléi multiples à un stade de régression.

Martin (**1909** *a*) pense également que les individus sexuellement mûrs d'*Acineta papillifera*, qui ont émis un processus conjugatif sans trouver à s'accoupler, sont susceptibles d'évoluer par parthénogénèse. Du moins possèdent-ils un macronucléus étiré et fibrillaire, comme celui des conjugués, mais l'évolution reste à suivre.

B. Position réciproque et orientation pendant l'accouplement.

La position des conjugués pendant l'accouplement semble varier beaucoup non seulement selon les espèces chez lesquelles on l'étudie, mais également (pour une espèce donnée) selon les circonstances. On ne saurait nullement avec Sand (**1901** p. 98) poser en règle générale que la conjugaison des Acinètes a toujours lieu sommet contre sommet, les

deux individus étant « accolés en sens inverse », avec leurs bases « aussi éloignées que possible » et leurs axes « dans le prolongement l'un de l'autre ».

La conjugaison *apicale* a lieu comme l'indique SAND chez *Acineta tuberosa, Paracineta livadiana* et *P. patula* (voir ses fig. 10, 11 et 12, pl. XVII, que confirme ma fig. LXII, p. 219, pour la dernière de ces espèces) ; mais ce n'est même pas là le cas le plus fréquent. Chez *Dendrocometes* et *Stylocometes*, d'après les avis concordants de SCHNEIDER et PLATE, l'union est toujours *latérale ;* elle ne saurait d'ailleurs s'accomplir autrement, les deux conjoints ne pouvant être que côte à côte, puisque leur face inférieure adhère au substratum dans sa totalité. Latéral est aussi l'accouplement d'*Acineta papillifera* (KEPPEN 1888) d'*A. tripharetrata* (ENTZ 1902), et également (en général) celui de *Tokophrya cyclopum* (pl. V, fig. 79 à 87).

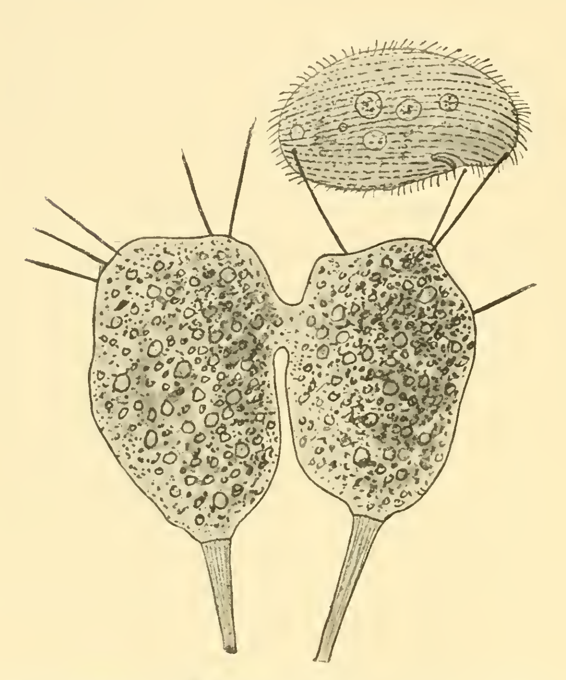


FIG. LIX. *Tokophrya quadripartita* (CL. et L.), *viv.* (× 500) ; début d'accouplement. l'un des conjoints a capturé un *Colpidium colpoda.*

Par contre, sur les dessins de STEIN (1854, pl. IV, fig. 29, 40, 42 à 44) donnés comme relatifs à *Podophrya fixa,* mais se rapportant en réalité, au moins en grande partie (d'après STEIN lui-même, 1859) à *Tokophrya infusionum,* la conjugaison semble avoir lieu sans règle, tantôt par le sommet, tantôt par le côté. J'ai moi-même observé (fig. LIX, p. 208) un couple uni latéralement chez *Tokophrya quadripartita*, tandis que CLAPARÈDE et LACHMANN (1857-60, pl. III, fig. 9) indiquent chez cette espèce la zygose apicale. Le plus souvent les conjugués s'unissent donc *comme ils peuvent*, étant donné leur point d'attache, bien qu'on observe chez certaines formes une tendance plus ou moins constante à l'orientation définie.

Un cas d'un intérêt assez particulier et non encore totalement éclairci, me semble être celui d'*Ephelota gemmipara.* L'accouplement n'ayant jamais été décrit chez cette espèce, tous les documents se limitent à mes propres observations, malheureusement très incomplètes. J'ai rencontré en grand nombre, soit à l'état normal avec tentacules étalés, soit sous kyste (voir plus loin, p. 238), mais sans réussir à les soumettre, ni dans un cas ni dans l'autre, à l'observation prolongée *in vivo,* des individus qui portaient toujours un peu

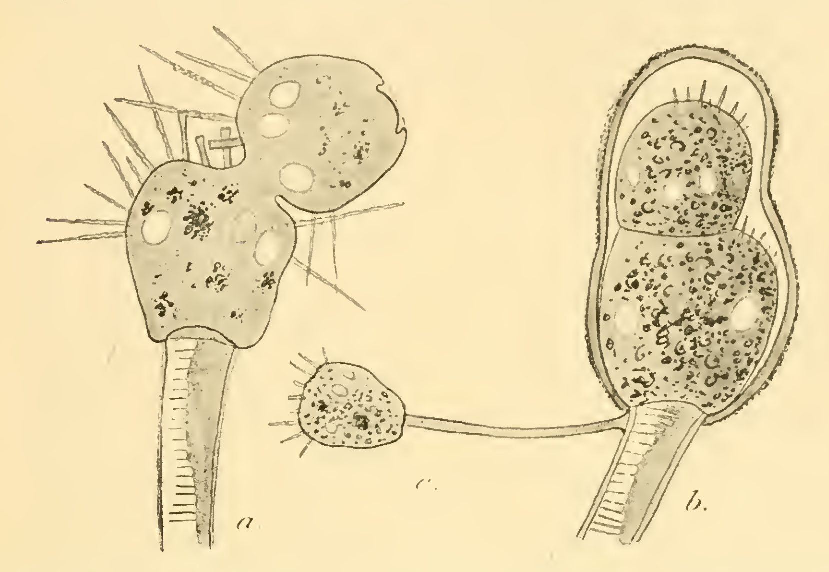


FIG. LX. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG.) *viv.* (× 400) ; *a*, couple à conjoints opposés, montrant çà et là des amas de pigment résiduel non encore expulsés ; *b*, couple enkysté à conjoints superposés (division sexuelle ?) ; sur le pédoncule est fixé un exemplaire de la race naine (*c*).

latéralement, sur leur face apicale, un autre exemplaire plus petit.

Mais, tandis que dans certains cas (par ex. fig. LX *a*, p. 209) les deux conjoints se trouvaient *opposés* face à face, sommet contre sommet, il n'était pas rare d'en rencontrer aussi simplement *superposés,* c'est-à-dire situés dans le prolongement l'un de l'autre, avec même orientation (fig. LX *b*).

J'avais cru tout d'abord (**1907** et **1909**) que les conjoints de la première catégorie (*opposés*) représentaient seuls de véritables conjugués, tandis que ceux de la deuxième (*superposés*) correspondaient aux cas de « fissiparité » déjà décrits et figurés par SAND (**1901**, p. 384 et fig. 3 et 12, pl. III). J'avais même proposé, à titre d'hypothèse, de considérer ce deuxième cas comme un équivalent probable de la « *division sexuelle* »

observée par Enriques (1907) chez *Opercularia coarctata* et chez divers Vorticelliens. Actuellement pourtant, étant donnée la présence et la répartition des fuseaux micronucléaires que l'on démontre sur coupes à la fois ici et là (comparer les fig. LXI, p. 215 et 50 à 52, pl. II), j'hésite à maintenir ma première interprétation ; les conjoints superposés, pourraient être eux aussi, au moins dans certains cas, en union sexuelle. Les rameaux macronucléaires passant de l'un à l'autre à travers la limite interrompue par places, et très nets sur la figure 50, ne seraient point comme je l'avais cru, un indice de division, mais indiqueraient au contraire un stade copulatoire, comme celui découvert par Hickson et Wadsworth (1902) chez *Dendrocometes* (voir p. 225).

C. Mélange des cytoplasmes (*conjugaison partielle, conjugaison totale*).

Au cours de l'union sexuelle, les cytoplasmes des conjoints sont au contact direct, pendant un certain temps au moins, et peuvent opérer des échanges dont l'importance varie beaucoup selon les cas considérés. Comme chez les Infusoires ciliés, le tégument se résorbe sur la ligne de jonction (= plan de conjugaison) ou du moins, il n'en reste qu'une mince cloison ectoplasmique, car la limite est assez nette entre les conjugués pendant toute la durée du phénomène (voir fig. LXII *bis*, p. 222). Chez *Dendrocometes*, Plate (1886), puis Hickson et Wadsworth (1902), ont observé *in vivo* des courants de granulations dirigés alternativement de l'un vers l'autre individus, à travers l'isthme qui les unit. Claparède et Lachmann (1857-60) avaient déjà remarqué l'existence de ces courants sur un couple isolé de *Tokophrya pyrum* suivi par eux pendant 2 jours.

Etant données ses conceptions sur la valeur plastogamique et non karyogamique de la conjugaison chez les Acinétiens, Sand (1901, p. 100-101) devait nécessairement être conduit à rechercher dans l'union des cytoplasmes la source du rajeunissement, puisqu'il conserve intacte l'idée du vieillissement nécessaire et constant des générations métagames. Plate (1886) chez *Dendrocometes* avait cru remarquer que l'union sexuelle s'opère assez souvent entre un individu maigre à cytoplasme clair et un individu bien nourri, à corps opaque et granuleux. Stein figurait aussi (1854, pl. IV, fig. 29 et 40) quelques cas similaires chez *Tokophrya infusionum* ; mais Sand s'est efforcé d'établir ce fait accidentel en règle générale. Sur les couples observés par lui (ce sont principalement ceux de *Dendrocometes*), « il était visible, dit-il, que la conjugaison avait lieu entre

un individu riche et un individu pauvre en tinctine », et plus loin (p. 101) : « le mélange des cytoplasmes est en somme, pour l'individu amaigri, une forme de nutrition, un moyen d'échapper à la mort par inanition ; l'individu riche en tinctine, de son côté, a tout avantage à évacuer une surcharge nutritive qu'il ne saurait assimiler (?) et qui le gêne dans sa vie et ses *mouvements* (!) au même titre que l'obésité excessive affecte les personnes qu'elle atteint : la conjugaison place les conjugués dans une situation de nutrition moyenne. Elle est avantageuse pour chacun d'eux ».

Aucune de ces considérations théoriques ne semble résister aujourd'hui à l'examen approfondi des faits, et la très consciencieuse statistique établie par Hickson et Wadsworth (1902) sur un nombre considérable de couples de *Dendrocometes*, démontre avec éloquence que les différences de cytoplasme entre les deux conjoints d'un même couple sont « *des plus inconstantes* ». Qu'il suffise de citer les résultats suivants extraits du tableau complet donnés par les deux auteurs : au stade B, par exemple, nous trouvons contre cent quarante-six couples (gras + gras) quatre-vingt-quatre couples seulement à conjoints différents (gras + maigre) ; au stade E, les nombres se balancent presque, avec cent vingt-six couples (maigre + maigre), cent vingt-deux couples (gras + maigre) et cent vingt et un couples (gras + gras), soit en somme un peu moins du tiers des couples où les conjoints soient différents.

Sans opérer sur des nombres aussi grands, j'ai abouti, pour ma part, à des conclusions générales identiques sur les diverses espèces que j'ai pu étudier, et en particulier pour les couples de *Tokophrya cyclopum* rencontrés *dans la nature* ; car pour les conjugaisons obtenues à volonté en affamant les cultures, elles ont lieu naturellement (surtout au bout de quelques jours) d'une façon très constante, *entre deux individus maigres*.

Si nous considérons maintenant l'issue de l'accouplement et sa répercussion sur l'individualité des conjoints, deux cas sont à considérer : Ou bien l'union est purement *temporaire*, et après la fécondation les deux Infusoires se séparent pour reprendre chacun leur vie indépendante ; c'est ce que l'on est convenu d'appeler « *conjugaison partielle* ». Ou au contraire la fusion s'accentue et la limite disparaissant, les deux individus demeurent réunis en un seul d'une façon *définitive* ; c'est la « *conjugaison totale* ».

L'existence du premier mode (de beaucoup le plus fréquent parmi les Infusoires ciliés) a été constatée avec toute la sûreté désirable, par Schneider et Plate chez *Dendrocometes* et *Stylocometes*, par Keppen et Martin chez *Acineta papillifera* et enfin par Maupas (1889) pour *Podo-*

phrya fixa. Je puis ajouter pour ma part : *Discophrya elongata, Acineta tuberosa* et *Paracineta limbata,* non pas que j'aie suivi chez aucune de ces trois espèces tout le détail du processus, mais le fait que les ex-conjugués se rencontrent toujours par paires, au très proche voisinage l'un de l'autre, me paraît indiquer avec une certitude suffisante qu'il n'y a pas fusion totale.

Cette dernière est au contraire affirmée par STEIN (**1854**, p. 148) d'une façon formelle pour cet Acinétien dont j'ai déjà parlé plus haut et qu'il nomme indifféremment : « *Podophrya fixa* » ou « *Actinophrys sol* » (= *Tokophrya infusionum*). Il dit en parlant des stades observés : « que ce ne sont point là des divisions comme le pense EHRENBERG », parce que « le sillon de séparation au lieu de s'accentuer s'efface, *de sorte qu'il y a fusion des deux individus en un corps ovale unique* ».

CLAPARÈDE et LACHMANN ont observé, autant qu'il semble, un phénomène équivalent chez *Tokophrya pyrum* (*Etudes* III, p. 123) et signalent la conjugaison de *Metacineta mystacina* comme « un cas intéressant par cette particularité que *le corps de l'un des individus abandonne sa coque et passe dans la coque de l'autre* » (*Ibid.* p. 229.) Si la forme trop laconique de cette constatation peut laisser quelque doute sur la fusion réelle des corps protoplasmiques, ce doute ne saurait subsister après le travail de GRUBER (**1879**) relatif à une variété de la même espèce. Les figures 11 à 14 de cet auteur, données comme formant une série obtenue en entier *in vivo*, par conséquent incontestable, sont seules à représenter, comme je l'ai dit plus haut déjà (p. 203), ce que GRUBER appelle « *la division fissipare vraie* » (c'est-à-dire en réalité un bourgeonnement abortif et à répétition). Toutes ses autres figures (surtout 8, 9 et 10, qui sont à prendre en ordre inverse) montrant deux gros noyaux et deux vacuoles contractiles dans une même masse de sarcode indifférencié, ne peuvent plus être interprétées que comme relatives à des individus mixtes ou *zygotes* à fusionnement total.

Cependant BÜTSCHLI (**1889**, p. 1917) après avoir cité la plupart de ces faits, réserve encore son opinion et conclut que la conjugaison totale (« *copulation* ») « n'est pas encore connue avec une sûreté suffisante » parmi les Tentaculifères. La même année, MAUPAS l'observait d'une manière non équivoque chez *Tokophrya cyclopum* (**1889**, p. 385).

Le détail de ses remarques et les figures qui s'y rapportent n'ayant point paru depuis je vais tenter de retracer, d'après mes propres recherches, les diverses phases du phénomène. Après que les appendices

copulateurs décrits plus haut (processus de conjugaison) sont entrés en contact, la surface de soudure s'élargit, à mesure que par leur *rétraction active* les deux corps se rapprochent. La figure 79 (pl. V) montre que l'un des styles, plus long et plus grêle que l'autre, s'est plié sous cet effort. Les deux styles de la figure 87, se rapportant à des conjoints déjà presque complètement fusionnés, sont restés courbés l'un et l'autre. La fusion gagne bientôt toute l'étendue des faces en contact (fig. 80, pl. V, où la coupe ne passe que par un seul des pédoncules) et quelque temps après l'un des gamètes arrache l'autre de son style (celui de ce dernier est seul représenté sur la fig. 82, saisi au moment même où l'Infusoire s'en détache).

Jusque-là, les deux conjoints étaient égaux en tout, et, comme l'a dit Maupas, « *rien extérieurement ne désigne l'un plutôt que l'autre au rôle de microgamète* ». C'est d'ailleurs uniquement par la perte du style chez l'un d'eux qu'ils diffèrent et l'on ne saurait dans la suite (si l'on fait abstraction de cet appendice non vivant) établir aucune dissemblance dans leur rôle mutuel.

Tandis que chez *Spirochona* (Plate 1888), la conjugaison s'établit tout d'abord entre conjoints égaux et devient ensuite *anisogame*, parce que l'un résorbe l'autre, chacun des deux ici prend une part égale à la constitution de l'individu mixte qui résulte du fusionnement : l'un perd sa moitié droite, l'autre sa moitié gauche (ainsi nommées provisoirement sans aucun sens morphologique) avec les tentacules correspondants (fig. 83) ; de sorte que le zygote n'aura, comme les individus normaux, que deux faisceaux tentaculaires. Les deux vacuoles contractiles arrivent ainsi peu à peu au contact, puis qu'elles occupent le plan médian des deux individus primitifs, et *se fusionnent* plus ou moins tôt (fig. 85, 87, 88). La ligne de séparation des deux corps protoplasmiques reste longtemps visible, surtout dans la région basale, comme un sillon profond placé un peu latéralement par rapport au pédoncule (fig. 85, 87, 90) mais finissant par disparaître (fig. 88, 89, 91).

Chez *Choanophrya infundibulifera*, l'union est également totale et définitive entre les deux conjoints, comme le prouve suffisamment ce fait que l'on rencontre, chez les ex-conjugués, deux macronucléi anciens, encore à peu près intacts, à côté du noyau nouveau ; on n'en voit, il est vrai qu'un seul sur l'individu mixte de la figure 74 (pl. IV), mais l'autre se retrouve dans l'une des coupes suivantes de cette même série. G. Entz *senior* (1902) a rencontré aussi, chez *Acineta tripharetrata*, l'union sexuelle

aboutissant à la fusion totale, mais avec cette particularité dont on ne connaît pas jusqu'ici d'autre exemple dans le groupe, que les conjoints unis s'entoureraient d'une membrane résistante et passent à l'état de repos dans un vrai zygocyste (voir chap. VI, p. 246).

Quelques faits comparables ont déjà été décrits chez certains Infusoires, sans compter les Opalines des Batraciens (v. g. *Opalina ranarum*) chez lesquelles LÉGER et DUBOSCQ (**1904** *a*) ont suivi *in vivo* la formation des « kystes de conjugaison », sans réussir à déterminer leur évolution ultérieure ; GERBE (*in* BÜTSCHLI **1887-89**, p. 1586 et 1599) aurait observé également l'enkystement des couples de *Colpoda cucullus* et le même phénomène a été retrouvé par BRUMPT (**1909**) et (**1910**, fig. 91, p. 149) chez *Balantidium coli*. L'étude cytologique du contenu du kyste n'a pu être encore faite pour aucun de ces cas, de sorte qu'on ne saurait affirmer sans imprudence qu'il s'agit effectivement d'une union sexuelle. L'hypothèse d'une copulation de nature végétative, avec fusion possible des noyaux somatiques, mais sans fécondation vraie (voir DOFLEIN **1907** *b*) reste encore très admissible, même pour *A. tripharetrata*. Seuls les stades d'union latérale représentés par G. ENTZ (**1902**, fig. 1 et 2, pl. VI) dont l'un avec quatre pronucléi s'affrontant sur la limite, correspondraient dans ce cas à la conjugaison, les zygocystes prenant place à une phase différente du cycle.

Reste la conjugaison, à coup sûr sexuelle et de forme anisogame, d'*Ephelota gemmipara*. J'ai déjà indiqué plus haut quelle est la position réciproque des conjoints pendant l'accouplement (p. 209), mais n'ayant jamais assisté au début du phénomène, je ne saurais dire si l'individu supérieur plus petit, qui joue le rôle de *microgamète*, est arraché de son pédoncule par l'individu inférieur plus fort (*macrogamète*) comme chez *Spirochona*, ou si au contraire il passe par une phase de vie libre, peut être même mobile, pour venir à sa rencontre comme chez les Vorticelliens. L'une et l'autre hypothèse offrent, à mon avis, et jusqu'à plus ample informé, une part égale de vraisemblance. En tous cas, le gamète mâle montre toujours fort nettement (au moins sur les couples à conjoints opposés : fig. LX *a* et LXI p, 215) une dépression circulaire du pôle basal entourée d'un rebord saillant que nous devons homologuer au *bourrelet périscopulien* des exemplaires fixés ; c'est la trace indéniable de la présence d'un style dans les stades antérieurs.

La surface de contact entre les deux gamètes est assez étroite au début (fig. LX *a*), mais s'étend par la suite jusqu'à occuper la largeur entière

du corps chez les deux individus. La fusion n'a lieu qu'assez tard, à une période très probablement postérieure à la fécondation, car c'est seulement dans les couples où le macronucléus jeune est déjà constitué que

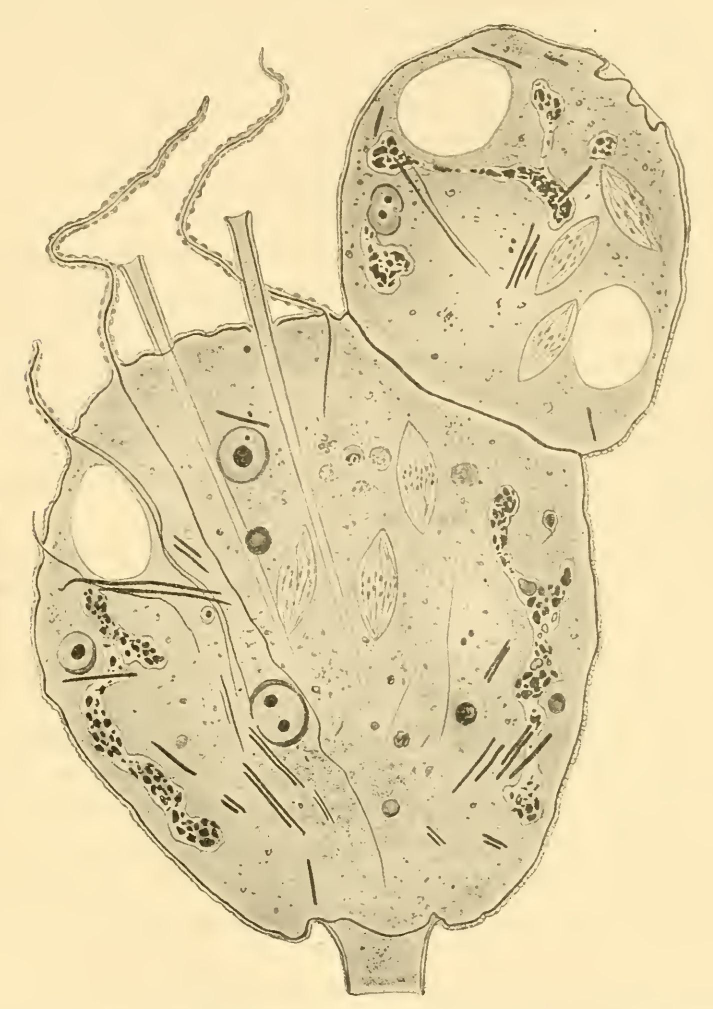


FIG. LXI. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG), × 1500. Coupe verticale d'un couple à conjoints opposés ; dans chacun de ceux-ci, 3 fuseaux micronucléaires.

l'on voit le gamète ♂ subir une assez rapide diminution de volume et son contenu passer en entier (cytoplasme et fragments nucléaires anciens) dans le gamète ♀, après rupture de la paroi qui séparait les conjugués (fig. 105, pl. VI). J'ignore s'il existe ici, comme chez les Vorticelliens, un résidu tégumentaire qui se détache, ou si la pellicule elle-même est aussi

résorbée. Le fait que la conjugaison anisogame d'*Ephelota gemmipara* doit dériver directement des conjugaisons *totales* isogames de formes moins différenciées, me paraît plutôt en faveur de la deuxième alternative.

Quant à savoir *pourquoi* trois modes de conjugaison différents (isogamie partielle, isogamie totale et anisogamie) existent simultanément chez les divers Acinétiens, je n'en saurais encore fournir aucune explication plausible. On a pensé, avec quelque raison sans doute (MAUPAS, BÜTSCHLI, VERSLUYS, etc.) que, chez les Vorticellides, la conjugaison inégale avec microgamète représentait une conséquence directe du mode de vie fixé. Le fait que l'union gemmiforme occupe chez les Suceurs (à peu près tous *fixés*) une place sinon exceptionnelle, à coup sûr très restreinte, semble indiquer que cette raison, à elle seule, ne suffit pas. La conjugaison totale isogame a pu et dû naître aussi de ce même mode de vie et on ne la trouve, chez les Ciliés précisément, que dans un petit groupe aberrant de formes toutes fixées : les *Spirochonidae*, tandis que les *Lichnophora*, probablement distinctes au point de vue phylogénique et capables de déplacement, n'ont révélé encore que la conjugaison temporaire et partielle (voir STEVENS, **1903**).

DOFLEIN (**1907** *b*), puis LEBEDEW (**1908**), le premier pour *Paramœcium putrinum*, le second pour *Trachelocerca phœnicopterus*, ont montré comment l'inégalité fortuite de la taille de deux conjoints peut amener l'un de ceux-ci à être absorbé par l'autre ou du moins vidé par lui du meilleur de sa substance et ensuite abandonné. C'est un passage du mode total au mode partiel, ou plutôt inversement, puisque l'union normale est une isogamie partielle chez l'une et l'autre espèces. Un cas du même genre a été trouvé récemment par MARTIN (**1909** *a*) parmi les Acinètes ; cet auteur a étudié et suivi *in vivo* de très curieuses conjugaisons, peut-être pathologiques, d'un adulte et d'un embryon, chez *Acineta papillifera*, en même temps qu'il observait la conjugaison entre adultes. Or, tandis que cette dernière, ayant lieu le plus souvent entre conjoints égaux (ou du moins subégaux) reste toujours partielle, il se trouve que l'embryon s'unissant à l'adulte est *résorbé* par celui-ci, tel un microgamète (1).

Par contre, il ne semble pas que la fusion totale égale, avec fécondation probable, telle que nous la trouvons chez *Tokophrya cyclopum* et

(1) KEPPEN avait déjà eu la chance de rencontrer (**1888**, fig. 47, Pl. IV) de telles unions disparates ; mais il se méprit complètement sur leur signification et crut y reconnaître des stades de « bourgeonnement externe », phénomène qui n'existe sans doute chez aucun « *Acineta* », du moins avec le sens restreint où je prends ce nom de genre.

autres, puisse être en rapport étroit avec les « copulations » encore énigmatiques étudiées par ENGELMANN (1876), PLATE (1888) et DOFLEIN (1907), chez *Paramœcium putrinum* et chez divers *Stylonychia.* Quelle que soit l'interprétation que l'on puisse donner de celles-ci : conjugaisons ordinaires abortives, comme le suppose DOFLEIN ; ou retour à un mode d'union primitif et ancestral, analogue à celui dont parle VERSLUYS (1906), — les conjugaisons d'Acinètes n'en sauraient dériver, ni s'expliquer par elles.

§ II. — Phénomènes micronucléaires.

L'évolution micronucléaire n'a pu être suivie jusqu'ici sans lacunes que chez un seul Acinétien : *Dendrocometes paradoxus* (HICKSON et WADSWORTH, 1902). Néanmoins, je veux tenter d'ajouter à cet exposé une étude comparative des divers stades chez les autres formes du groupe, en unissant les données fragmentaires d'autres auteurs et mes propres observations également incomplètes. On saisira mieux ainsi la concordance entière des faits déjà connus avec ce qui a lieu chez les Infusoires ciliés et l'on se rendra mieux compte de l'étendue considérable des lacunes à combler.

A. DIVISIONS DE MATURATION.

Les divisions de maturation que les travaux récents ont permis de considérer, du moins chez les Ciliés (PRANDTL 1906, POPOFF 1907, ENRIQUES 1907 et 1909, COLLIN 1909), comme des divisions réductrices, foncièrement équivalentes aux divisions de même nom chez les Métazoaires, me semblent constituer l'un des faits indispensables de toute conjugaison, puisque par elles sont préparés les noyaux sexuels, un pour chacun des conjugués. MAUPAS les avait reconnues l'une et l'autre chez les deux Acinétiens qui furent le sujet de ses observations de 1889, *Podophrya fixa* et *Tokophrya cyclopum.*

Chose étrange, dans leur beau mémoire sur le processus sexuel chez *Dendrocometes,* HICKSON et WADSWORTH (1902) ne mentionnent qu'une seule division des trois à cinq micronucléi que renferme l'Infusoire et admettent que l'un des produits de cette unique division deviendra le noyau élu donnant naissance directement aux gamètes ♂ et ♀ (« noyaux-germes » des auteurs ou encore « *pronucléi* »). La preuve qu'il ne s'agit pas ici d'un lapsus involontaire, est que, dans le diagramme final de la

conjugaison fourni par ces naturalistes, la même particularité s'observe que dans leur texte descriptif. C'est pourquoi, employant la nomenclature classique établie par MAUPAS (1889) pour la désignation des étapes successives, ils donnent aux mêmes lettres une signification entièrement différente, sans en faire la remarque, et appellent par exemple : **A** l'accouplement, **B** l'accroissement des micronucléi avant la première mitose (ceci étant en fait le stade **A** de MAUPAS) etc., bref, ne gardent que la forme des divisions imaginées par le savant français (1).

Bien que je n'aie pas étudié pour ma part le détail de la conjugaison chez *Dendrocometes*, j'ai quelque peine à croire à l'existence chez cet Acinétien d'un processus si aberrant, d'autant mieux que la pluralité des micronucléi dès le stade de repos et leur nombre inconstant doivent rendre très difficile la distinction des deux mitoses : à supposer qu'il existe en effet deux mitoses de maturation (comme cela a lieu partout dans les cas jusqu'ici observés), on ne saurait les reconnaître sur les préparations que par des caractères cytologiques, et en particulier par le nombre des chromosomes. Or HICKSON et WADSWORTH n'ont pas pu les compter ; il est donc fort possible que la deuxième division leur ait simplement échappé comme telle et que, s'ils l'ont rencontrée, ils l'aient prise pour la première.

Les mêmes raisons aussi m'ont empêché de distinguer nettement, sur les nombreux couples d'*Ephelota gemmipara* que j'ai pu examiner, entre les images de la première et celles de la deuxième mitose. Il est probable néanmoins que les exemplaires à fuseaux micronucléaires disséminés dans toute la masse cytoplasmique (fig. LXI, p. 215) appartiennent à des stades de début (première mitose), tandis que ceux où ces mêmes images de division, d'ailleurs plus petites et plus nombreuses en même temps, se montrent groupées sur la limite des conjugués (fig. 50, 51 et 52, pl. III) représentent une période plus voisine de la fécondation (deuxième mitose).

De même PROWAZEK (1899), chez *Bursaria truncatella*, ne semble pas avoir remarqué de différences morphologiques précises entre les deux mitoses et conclut à leur existence surtout par estimation du nombre total des fuseaux, qui peut atteindre, dit-il, chez cette espèce, de soixante

(1) MARTIN (1909 *a*, p. 360) commet donc une erreur certaine en attribuant à HICKSON et WADSWORTH la mention de deux mitoses préparatoires chez *Dendrocometes* : « They found that there were normally three micronuclei, wich undergo *two successives divisions*. Of the products of these divisions, one *divided again* to form the male and female pronuclei. » Ceci est plus conforme au schéma classique et normal, mais nullement à l'opinion des deux auteurs cités.

à soixante dix-huit pour les deux individus d'un même couple. Et si Prandtl (1906) a pu décrire séparément avec une entière certitude les deux divisions successives des micronucléi multiples de *Didinium nasutum*, c'est surtout grâce à la découverte d'un phénomène qui n'avait jamais été jusqu'alors constaté chez les Infusoires, depuis la prédiction théorique de Weissmann : *la réduction chromatique.*

Cette dernière a été confirmée depuis sur beaucoup d'autres Ciliés

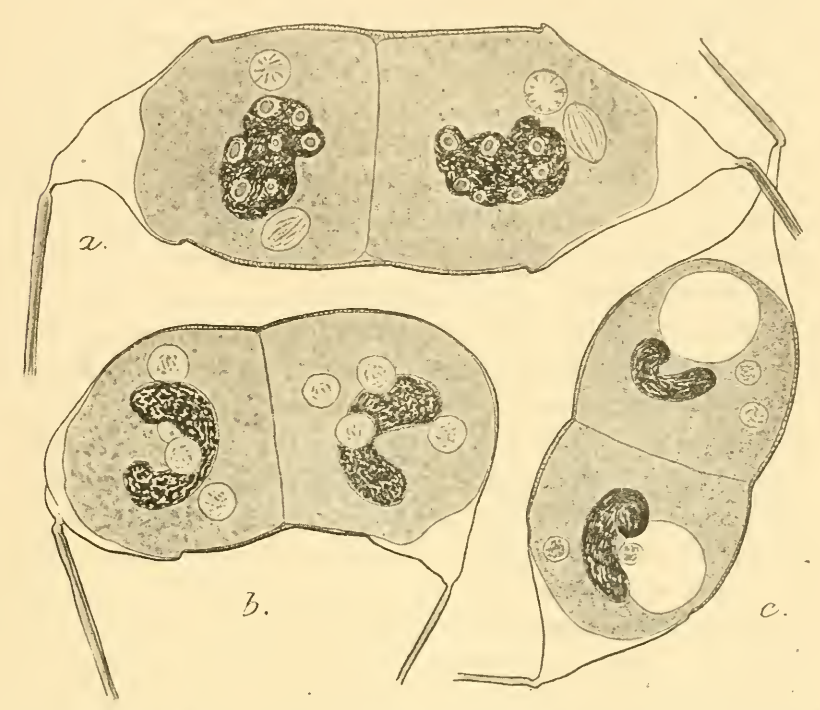


Fig. lxii. *Paracineta patula* (Cl. et L.), × 1000. Exemplaires conjugués : *a*, couple à 2 fuseaux micronucléaires par conjoint (2e div. de maturation) ; *b*, stade à 4 micronucléi, Ma. allongés en fer à cheval ; *c*, stade similaire des Ma et 2 micronucléi en prophase (2e div.).

(Enriques 1907 et 1908, Popoff 1908, Collin 1909), mais elle n'est encore connue chez aucun Acinétien, faute de cas favorables pour compter les chromosones. Ou bien, en effet, ceux-ci sont totalement invisibles sur les fibres du fuseau, acidophiles d'un bout à l'autre, comme je l'ai fait remarquer déjà en étudiant la division du micronucléus d'*Acineta papillifera*, de *Paracineta patula* ou de *Tokophrya cyclopum* ; ou leur durée est trop éphémère, et trop rares les fuseaux où on pourrait les dénombrer. Popoff (1908) a montré chez *Carchesium*, où le stade à chromosomes est également très fugtif, que la réduction chromatique peut être constatée

aussi en dehors de ce stade, par l'estimation approximative du nombre des granules basophiles représentant les chromomères. Les essais de numération auxquels je me suis livré sur un matériel nombreux d'*Ephelota gemmipara* n'ont pas abouti jusqu'ici à des résultats suffisants pour qu'il y ait lieu d'en rendre compte : on comprend d'ailleurs aisément la difficulté du travail par les dimensions exigues des granules en question, répartis au hasard dans les différents plans de la trame nucléaire.

Quoi qu'il en soit, chez toutes les formes à micronucléus unique, l'existence de deux mitoses successives est un fait évident, des plus faciles à constater. MARTIN (**1909** *a*) les a figurées l'une et l'autre chez *Acineta papillifera*, et je les ai revues moi-même chez cette espèce aussi (fig. 71, pl. IV), chez *Paracineta patula* (fig. LXII, p. 219) et chez *Tokophrya cyclopum* (pl. V, fig. 79 à 83). Chose assez remarquable, dans aucun de ces trois cas, non plus que chez *Ephelota*, ni chez *Dendrocometes*, le début de la première mitose ne semble présenter cette prophase atypique à facies de *synapsis* que l'on connaît depuis MAUPAS dans un nombre toujours croissant d'Infusoires ciliés très divers ; mais il est fort probable que des recherches ultérieures démontreront son existence, sinon chez ces espèces mêmes, au moins chez d'autres formes. MARTIN (**1909** *a*, p. 368) signale du reste que chez *A. papillifera* le stade en question « présente quelque analogie avec la phase dite *en croissant* chez *Paramœcium* », mais la figure qu'il en donne ne permet pas encore de s'en faire une idée suffisamment précise. Partout ailleurs, on n'a pu observer qu'un gonflement souvent énorme du micronucléus qui développe à son intérieur (fig. 80 et 81, pl. V) un réseau très délicat, sans cesser d'être sphérique.

b. Division du noyau sexuel et fécondation. — Quel que soit le nombre total des produits micronucléaires à la suite des mitoses de maturation, il semble bien qu'ici, comme chez les Infusoires ciliés, ils doivent tous disparaître à l'exception d'un seul privilégié : le *noyau sexuel*. Celui-ci se divisant donnera directement naissance aux deux noyaux gamètes que renferme chacun des conjoints avant la fécondation : *noyau mâle* ou « migrateur », *noyau femelle* ou « stationnaire ». C'est du moins le processus qu'ont pu suivre en détail HICKSON et WADSWORTH (**1902**) chez *Dendrocometes*. Les deux fuseaux (un pour chacun des conjugués) sont ici situés de part et d'autre de la cloison séparatrice, parallèles à cette paroi et parallèles entre eux, de sorte qu'après la mitose les quatre pronucléi sont déjà rapprochés par couples, tout prêts à copuler. Leur fusion a lieu

ensuite au voisinage immédiat de la limite entre les conjugués, et la distance à parcourir se trouve réduite au minimum.

Le couple d'*Acineta tripharetrata* représenté par GÉZA ENTZ (1902, fig. 2, pl. VI) montre bien certainement aussi les quatre pronucléi à un stade fusiforme, deux par deux de chaque côté de la paroi, peu avant leur fusion. MARTIN (1909 *a*, fig. 5, pl. VII) a saisi chez *Acineta papillifera* le stade même de la fécondation et fait remarquer à ce propos, sur celui des deux couples de pronucléi qui n'est pas encore fusionné, l'énorme différence de volume entre le noyau mâle et le noyau femelle. Pareil fait avait déjà été décrit, comme l'auteur le rappelle, chez *Didinium nasutum* par PRANDTL (1907) et aussi (même année) chez *Paramœcium aurelia* par CALKINS et S. W. CULL.

Malheureusement les phases correspondantes ne me sont pas connues dans les conjugaisons totales que j'ai eu jusqu'ici l'occasion d'étudier. Leur histoire serait pourtant d'un intérêt très vif, étant données les hypothèses qu'en l'absence de données exactes il est permis de formuler ; on en pourrait proposer trois :

1° Les deux noyaux sexuels (un pour chacun des Infusoires unis) copuleraient directement sans s'être préalablement divisés en deux noyaux gamètes, d'où il résulterait un *synkaryon* unique. Ce processus n'est nullement improbable, puisque VERSLUYS (1905) l'a démontré théoriquement comme le type ancestral nécessaire de la conjugaison des Infusoires, et que RUSSO et DI MAURO l'ont retrouvé peu après (1905 *c*) réalisé en fait chez *Cryptochilum echini*.

2° Le dédoublement des noyaux sexuels en pronucléus mâle et pronucléus femelle aurait lieu comme d'ordinaire, conformément au schéma classique de MAUPAS ; mais un seul des deux couples précopulatoires ainsi formés s'unirait par fusion effective, l'autre dégénérant sans produire de noyau mixte, ainsi que cela arrive toujours dans la conjugaison totale chez les Vorticellides (MAUPAS 1889, ENRIQUES 1907, POPOFF 1908).

3° Les deux couples de pronucléi s'uniraient l'un et l'autre, poursuivant une évolution égale et parallèle, de sorte que l'individu mixte issu de la fusion totale des conjugués renfermerait deux *synkaryons*. Cette dernière hypothèse est peut-être la moins probable, car elle ne s'appuie jusqu'ici sur aucun fait pareil connu et observé ; mais je ne vois en somme aucun motif plausible pour l'écarter *a priori*.

Ces diverses possibilités devront être envisagées dans une étude future de la conjugaison des Acinètes et j'espère obtenir bientôt moi-

même, à l'aide d'un matériel plus abondant, des certitudes de fait sur chacun de ces points. Pour l'instant, je ne puis signaler qu'un stade à quatre noyaux fusiformes réunis deux par deux de chaque côté de la paroi mitoyenne chez *Choanophrya infundibulifera* et représentant sans doute quatre pronucléi (fig. LXII *bis*, p. 222), puis un stade à deux noyaux semblables (il n'y en avait point d'autres perceptibles dans aucune des coupes précédentes ou suivantes) chez *Ephelota gemmipara* (fig. 53, pl. III). En l'absence d'autres données, il est actuellement impossible de dire s'il s'agit, dans ce dernier cas, de noyaux sexuels ou de pronucléi. Leur taille extrêmement petite, leur colorabilité très faible et l'absence (au moins apparente) de granules basichromatiques, les distingue à première vue des micronucléi d'autres stades, chez cette même espèce (fig. 51 et 52).

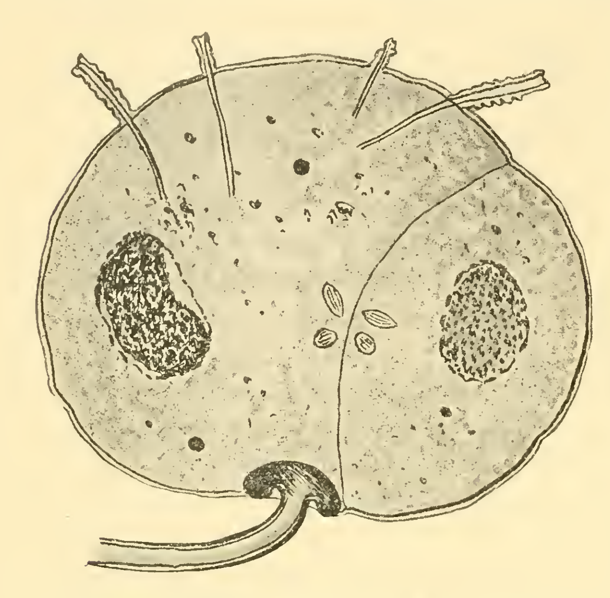


FIG. LXII *bis*. *Choanophrya infundibulifera* HARTOG. Coupe verticale d'un couple. × 1500. Sur la limite des 2 conjoints, 4 micronucléi opposés deux par deux, sans doute les noyaux gamètes (« pronucléi »). L'individu de droite n'est que partiellement représenté (combiné d'après 2 coupes successives : hém. ferrique-éosine).

c. Evolution du noyau fécondé. — D'après HICKSON et WADSWORTH (**1902**) chez *Dendrocometes*, le micronucléus fécondé subit en général deux divisions successives et des quatre produits ainsi formés, l'un s'accroît aussitôt en ébauche macronucléaire, tandis que les trois autres persistent comme micronucléi. Parfois, mais assez exceptionnellement, il arrive que deux parmi ces derniers se divisent encore une fois, d'où les ex-conjugués à cinq micronucléi. On rencontre aussi, de temps en temps, d'après les mêmes auteurs, deux ébauches macronucléaires à développement simultané et j'ai moi-même représenté un pareil cas (fig. 21, pl. I).

Chez *Acineta papillifera*, MARTIN (**1909** *a*) décrit deux divisions du noyau fécondé et deux modalités possibles de la reconstitution du nouveau macronucléus, soit qu'il y ait une seule ébauche, soit qu'il y en ait

deux « *qui se fusionneraient ensuite* ». L'auteur ne semble pas d'ailleurs avoir observé *de visu* cette fusion, dont il ne donne aucune image, mais plutôt la *déduire* de la présence des deux ébauches. Or, j'ai pu constater moi-même, chez des ex-conjugués très nombreux appartenant à cette espèce, la présence fréquente non pas seulement de deux, mais de trois et même quatre macronucléi jeunes (fig. 26, 27, pl. II) et j'ai acquis la certitude qu'ils peuvent poursuivre leur développement jusqu'à atteindre la structure adulte (fig. 27 et fig. LXIII *k*, p. 228) sans jamais manifester aucune tendance au fusionnement. J'ai déjà indiqué par ailleurs (voir plus haut, p. 64) que les individus pourvus de plusieurs noyaux ayant la structure normale, sans être absolument communs, ne sont pas une rareté ; sans nul doute, ils représentent (au moins partiellement) d'anciens ex-conjugués pourvus d'ébauches multiples. Quant au micronucléus il n'en persiste bien certainement qu'un seul, chez cette espèce, puisqu'il n'y en a, semble-t-il, jamais plus d'un chez l'adulte.

Chez *Choanophrya infundibulifera*, *Discophrya elongata* et *Paracineta limbata,* je n'ai jamais rencontré qu'une ébauche macronucléaire avec un micronucléus, pour les ex-conjugués (en nombre assez restreint) que j'ai pu observer.

Chez *Tokophrya cyclopum*, il y a deux divisions du noyau fécondé, et des quatre produits un seul ou parfois deux évoluent en macronucléus, un seul en micronucléus ; le ou les autres disparaissent par résorption (fig. 85, 86, 90). MAUPAS avait déjà constaté tous ces faits dès 1889, tandis que chez *Podophrya fixa*, où il n'a jamais trouvé « qu'un seul nouveau corps nucléaire et un seul micronucléus », ceux-ci seraient produits par une division unique du noyau fécondé, ainsi que cela a lieu chez certains Infusoires ciliés, entre autres les *Chilodon* (MAUPAS 1889, ENRIQUES 1908).

Enfin *Ephelota gemmipara* ne renferme jamais, autant qu'il m'a semblé, qu'une ébauche macronucléaire unique, mais il y a sans doute plusieurs mitoses successives du noyau fécondé, étant donnée la pluralité normale des micronucléi.

§ III. — Phénomènes macronucléaires

a. Métamorphose régressive des macronucléi anciens et leur disparition. — De même que chez les Infusoires ciliés, les anciens macronucléi disparaissent dans *tous* les cas à la suite de la conjugaison, pour faire place

au noyau nouveau de régénération issu d'un des produits du noyau fécondé. Les affirmations contraires de Schneider, Plate et Sand doivent être aujourd'hui *complètement abandonnées*, comme Bütschli, puis Maupas (1889) le soutenaient déjà contre les deux premiers auteurs.

Toutefois la manière dont cette disparition a lieu peut revêtir, selon les espèces étudiées, des aspects fort différents : tantôt, comme chez *Discophrya elongata*, *Choanophrya infundibulifera* ou *Tokophrya cyclopum*, le noyau végétatif ancien ne semble éprouver aucun changement notable dans sa forme ou sa structure jusqu'à un stade fort avancé du phénomène sexuel, et c'est seulement après que le noyau nouveau destiné à lui succéder a pris un développement déjà considérable (fig. 87-88, pl. V) qu'on voit apparaître les signes de sa prochaine destruction. Chez *Tokophrya cyclopum* en particulier, il se produit comme une sorte de gonflement accompagné de chromatolyse, qui fusionne l'ensemble des granules chromatiques en un magma vacuolaire (fig. 89) lequel bientôt se fragmente (fig. 90) ; puis ces fragments eux-mêmes, après avoir perdu peu à peu leur colorabilité par les teintures basiques (c'est un stade de *digestion :* fig. 91), finissent par disparaître.

Mais il est d'autres Acinétiens où les faits sont beaucoup moins simples. Déjà Schneider et Plate ont remarqué chez les couples de *Dendrocometes* l'allongement énorme des macronucléi qui deviennent fusiformes, puis rubanés, dès les premiers stades de la conjugaison, et ensuite (manquant d'espace pour s'étendre dans le corps cellulaire) se recourbent en anse, puis en S, en nœud coulant, ou bien en cor de chasse ; les figures de Schneider (1886, pl. XIX, fig. 1 et 2, et pl. XX, fig. 1 et 2) donnent une idée très suffisante de ces aspects divers. J'ai ajouté seulement, d'après une de mes préparations, la vue d'un exemplaire, de profil, dont le noyau ancien est longuement bifide à l'une de ses extrémités (fig. 20, pl. I), car le fait m'a semblé rare chez l'espèce en question. Au cours de ce processus d'étirement, le noyau a pris une structure fibreuse par suite de l'alignement des microsomes en rangées parallèles orientées selon son grand axe, tout comme pendant la division. Cette structure semble due, comme dans ce dernier cas, à un accroissement progressif de la tension interne, à une sorte de *turgescence* plus forte que les pressions que le noyau supporte de la part du cytoplasme ambiant; d'où sa tendance à l'expansion. L'accroissement s'opère surtout dans la longueur, car c'est sans doute la direction de moindre résistance, mais il est bien certain qu'il augmente en volume aussi, qu'il se gonfle par endosmose, et que la masse

totale du boudin nucléaire au stade de la figure 20 (pl. I) surpasse celle d'un macronucléus normal, dans un exemplaire au repos.

Quand, vers la fin de la conjugaison, au stade H de MAUPAS, le noyau se fragmente, il arrive que les débris (d'abord très peu nombreux) conservent pendant un certain temps encore la structure fibrillaire et prennent une forme en fuseau, avec les pôles assez aigus. BÜTSCHLI (1889, p. 1919) avait cru reconnaître, dans trois fragments semblables que renferme le conjoint de droite sur la figure 3 (pl. XX) de SCHNEIDER, trois fuseaux micronucléaires. Cette interprétation est sûrement erronée, comme le montre ma figure 21 (pl. I) représentant un stade semblable avec deux noyaux jeunes et deux fragments fusiformes et striés du macronucléus ancien. Les figures de division des micronucléi ne sont à beaucoup près ni si aisément apparentes, ni si compactes et colorables ; ni SCHNEIDER, ni PLATE ne les ont aperçues.

A un stade plus avancé, les fragments nucléaires sont de taille beaucoup plus petite et en même temps plus nombreux, dispersés sans aucun ordre en tous les points du corps. Comme HICKSON et WADSWORTH l'ont fort bien figuré (1902, pl. XVIII, fig. 15), ils présentent une structure typique, tout à fait comparable à celle des fragments nucléaires des couples de Vorticelliens (ENRIQUES 1907, POPOFF 1908) c'est-à-dire un semis de fins granules chromatiques à la périphérie, et, au centre, un corpuscule compact, très colorable au fer (nucléole de plastine ?) nageant dans un suc abondant. Ils réalisent ainsi presque entièrement l'aspect de noyaux vésiculaires à gros karyosome central, tels que les noyaux classiques d'Amibes ou de Flagellates.

En dehors de ces structures, HICKSON et WADSWORTH ont encore constaté, dans la conjugaison de *Dendrocometes*, un fait plus important : la *copulation temporaire des macronucléi.* « A un certain moment, durant les trois derniers stades (H. J. K), disent ces auteurs, l'une des extrémités du macronucléus passe à l'intérieur du processus conjugatif et, s'approchant de la membrane limitante, la traverse, puis se fusionne avec l'extrémité correspondante du macronucléus de l'autre individu » (p. 331). Cette jonction « qui n'est pas un contact purement occasionnel, mais une véritable connexion organique », ne dure que peu de temps, et bientôt les deux noyaux se séparent, puis se fragmentent. Les figures données pour ce stade ne semblent laisser aucun doute sur la réalité du processus, mais peut-être lui attribue-t-on une importance exagérée. Je ne puis que m'associer aux réserves exprimées par MARTIN (1909 *a*, p. 370) au sujet

de cette idée de HICKSON et WADSWORTH que malgré la destruction des macronuclei anciens, « *leur nucléoplasme demeure toujours vivant et diffusé sous une forme modifiée à travers le cytoplasme* ». MARTIN fait remarquer qu'ils sont au contraire *digérés*, comme le serait une proie d'origine étrangère, et que par conséquent leur conjugaison ne peut être que d'un effet nul, puisque de leur substance il ne subsiste rien d'intact.

J'ai d'ailleurs tenté moi-même une explication mécanique du phénomène, à l'occasion d'un autre fait plus ou moins analogue (échange par moitié des macronucléi anciens, au cours de la conjugaison chez *Anoplophrya branchiarum*, COLLIN, **1909**, p. 378 à 386), et indiqué en cet endroit quelle est, à mon avis, la signification des cas de ce genre, quant à l'histoire phylogénique des phénomènes sexuels dans le groupe des Infusoires ; ce qui me dispensera d'y revenir ici.

Chez *Stylocometes digitatus*, SCHNEIDER et PLATE avaient remarqué l'un et l'autre la forme rubanée des macronucléi chez certains couples conjugués, et leur tendance à s'approcher de la paroi limite. « Je ne les ai jamais vus, dit PLATE, en contact direct, mais rien ne prouve que ce stade ne m'ait pas échappé ». Cet auteur aurait donc deviné ou plutôt pressenti la conjugaison macronucléaire ; HICKSON et WADSWORTH la *concluent* sans hésitation d'une figure de SCHNEIDER (**1887**, pl. VIII, fig. 7) qui représente en effet deux exemplaires voisins réunis par la base, avec les deux noyaux en continuité. Mais, si probable que puisse paraître cette interprétation, il n'est peut-être pas encore tout à fait démontré qu'il ne s'agit pas là d'une division égale par fissiparité, comme le croyait SCHNEIDER, et cet exemple aurait besoin d'être encore confirmé par l'étude *in vivo*. J'ai rencontré aussi des couples d'*Ephelota* où, parmi les rameaux du macronucléus, certains se continuent indiscutablement de l'un à l'autre individu, à travers la limite. S'il s'agit bien de conjugués (voir plus haut, p. 209) il y aurait là copulation certaine des macronucléi (fig. 50, pl. III).

Un autre fait du même genre nous est encore fourni par *Tokophrya cyclopum* ; on constate d'ordinaire que les deux macronucléi anciens dégénèrent côte à côte sans s'être fusionnés (fig. 87, pl. V). Dans la très grande majorité des cas, la cause en est dans un obstacle mécanique : le macronucléus jeune en voie de développement (fig. 88, 89). Parfois, cependant, et d'une façon exceptionnelle, quand la nouvelle ébauche est plutôt latérale, il arrive que les deux noyaux anciens confluent en une masse unique, entourant le noyau jeune, comme feraient deux gouttes liquides, deux globules d'huile, par exemple, en même situation (fig. 93).

Le cas devient identique (sous ce rapport au moins) à celui de *Spirochona* où PLATE (1886) semble avoir presque établi la fusion des deux noyaux au cours de la zygose. Il se pourrait que cette fusion ait lieu dans certains cas d'une façon régulière et normale, chez d'autres espèces d'Acinètes à conjugaison totale ; STEIN prétend l'avoir observée (1867, p. 140) chez sa « *Podophrya fixa* » (= *Tokophrya infusionum*) et il étend le processus, au moins à titre d'hypothèse, à *tous* les Acinétiens. Cette généralisation hâtive est sûrement inexacte, mais l'exemple particulier peut fort bien être vrai.

Il s'agirait là d'ailleurs d'un phénomène annexe, intéressant sans doute à constater, s'il existe, mais pouvant se produire ou non, sans que les caractères essentiels de la conjugaison soient en rien modifiés. Son influence à mon avis n'est pas plus grande, ni sa signification plus profonde que n'est celle, par exemple, de la *fusion des vacuoles pulsatiles* (voir plus haut, p. 213) chez *Tokophrya cyclopum*.

L'allongement des macronucléi et aussi leur courbure en forme de croissant s'opère également dans les couples de *Paracineta patula*, mais n'ayant observé que des stades de début correspondant aux phases B et C de Maupas (fig. LXII, p. 219) j'ignore absolument ce qui advient ensuite. Par contre, j'ai pu suivre, chez *Acineta papillifera*, tout l'ensemble du processus et l'étudier en détail sur de très nombreux couples; j'en profiterai donc pour étendre et compléter les quelques indications que nous devons déjà, sur le même sujet, à KEPPEN (1888) et à MARTIN (1909 *a*) (1).

La première transformation du macronucléus s'annonce par une mise en fuseau à pôles aigus, d'abord droit (fig. LXIII *a*, p. 228) puis incurvé en arc (fig. LXIII *b*) et bientôt étiré en un long ruban qui traverse toute l'étendue du corps protoplasmique. Continuant à s'allonger, ce boudin nucléaire se reploie en S (fig. LXIII *c*), s'enroule en boucle (MARTIN 1909 *a*, fig. 5, pl. VII) ou bien encore se ramifie (fig. LXIII *d* et fig. 71, pl. IV).

Dès le début est apparue la structure fibrillaire, conséquence de l'étirement, par un processus identique à celui déjà décrit chez *Dendrocometes* (p. 224). Pas plus que MARTIN, je n'ai réussi à retrouver ici la conjugaison macronucléaire, bien que les deux noyaux soient souvent fort voisins, mais cette observation négative ne prouve évidemment rien contre son existence possible, chez *A. papillifera*.

A un stade un peu plus avancé, le boyau nucléaire se segmente par

(1) Les rares conjugaisons que j'ai observées çà et là, chez une espèce voisine : *Acineta tuberosa*, font présumer aussi d'une évolution macronucléaire semblable, que je me contente de signaler.

étirement de quelques-unes de ses parties en très fins connectifs tout à fait comparables à ceux qui se produisent au cours d'une amitose (fig. LXIII *e*) et les fragments eux-mêmes se multiplient à leur tour par

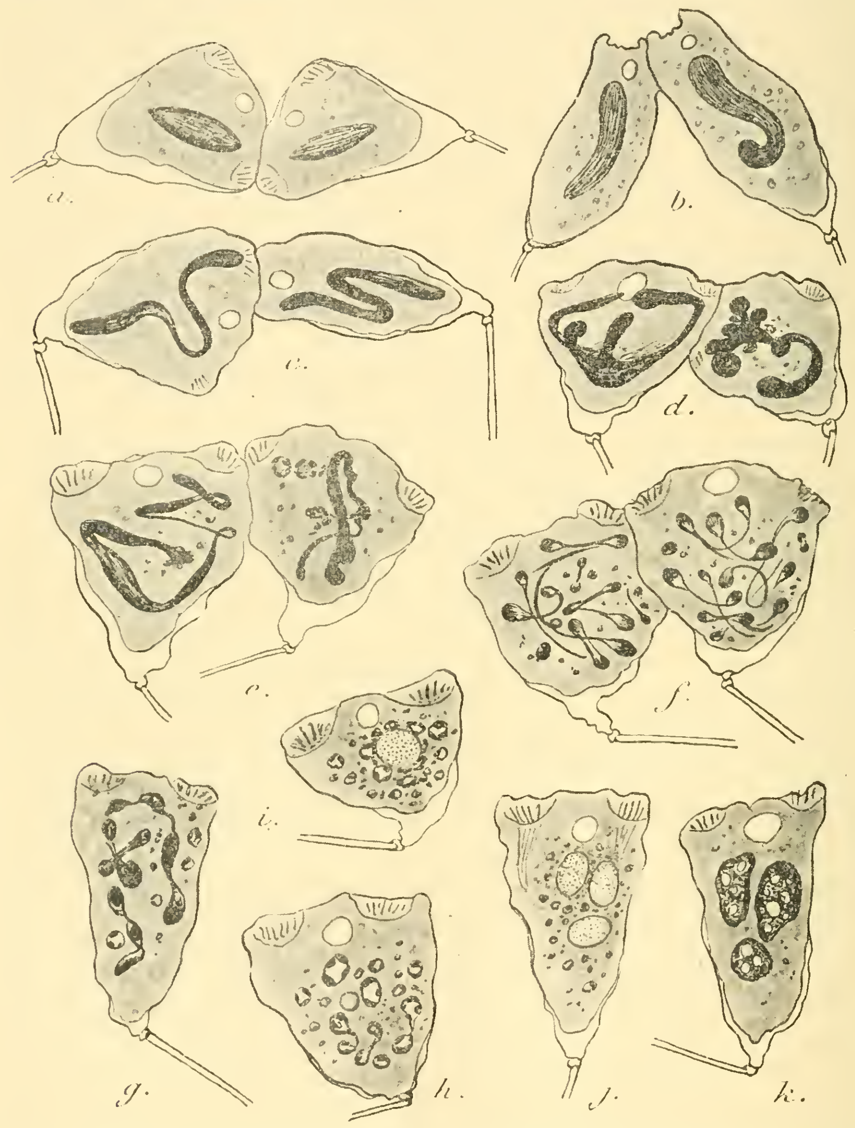


FIG. LXIII. *Acineta papillifera* KEPPEN (× 350). Evolution des macronucléi au cours de la conjugaison (les fuseaux micronucléaires, trop peu visibles à ce grossissement, n'ont pas été représentés) ; *a*, *b*, allongement au stade initial, avec structure fibreuse ; *c*, *d*, *e*, reploiement, bourgeonnement et ramification du ruban nucléaire ; *f*, fragmentation multiple avec pseudomitose ; *g*, fragmentation moniliforme chez un ex-conjugué ; *h*, *i*, vacuolisation des fragments et développement du noyau jeune achromatique ; *j*, exemplaire à 3 noyaux achromatiques ; *k*, stade plus avancé d'un autre exemplaire comparable, avec noyaux ayant atteint leurs caractères définitifs ; fragments anciens en entier résorbés.

un semblable processus. Le corps des conjugués est alors entièrement criblé de figures en haltère (fig. LXIII *f*), ou encore en fuseau à pôles obtus qui les unes et les autres rappelleraient d'une façon beaucoup plus frappante encore que les stades correspondants chez *Dendrocometes*, les images d'anaphase ou de télophase des mitoses micronucléaires. Mais leur taille beaucoup plus grande et leur colorabilité intense les en distinguent toujours sans aucune difficulté. La ressemblance d'aspect est encore augmentée par le parcours sinueux et souvent tordu sur lui-même des très longs connectifs fibrillaires, tels qu'on les voit dans la mitose du micronucléus chez *Anoplophrya Brasili* (LÉGER et DUBOSCQ **1904** *b*).

D'autres fois, le noyau se partage, par une série d'étranglements, en articles successifs qui restent unis en chaîne, et il revêt ainsi l'aspect d'un noyau de *Stentor* ou de *Spirostomum* un peu irrégulier (fig. LXIII *g*). Quand tous ces processus de fragmentation ont pris fin, la structure fibreuse disparaît et les masses nucléaires, désormais isolées et arrondies, commencent à dégénérer ; une vacuole se creuse au centre où se réunit un amas de substance nucléolaire, tandis que la chromatine se dépose en calottes périphériques, immédiatement sous la membrane (fig. LXIII *h*, *i*). Ce stade correspond tout à fait à celui décrit par HICKSON et WADSWORTH (**1902**) chez *Dendrocometes*, puis par ENRIQUES (**1907**) et POPOFF (**1908**) chez les Vorticelliens. (Voir ci-dessus, p. 225).

Plus tard, on ne retrouve plus que des granules épars en voie de digestion (fig. LXIII *j*). Sur les coupes, ils apparaissent avec une structure homogène et très dense, sauf pour les plus volumineux d'entre eux qui montrent des cloisons courbes achromatiques, en verre de montre (fig. 24, pl. II) sortes de cassures conchoïdes, ou encore une calotte chromatique marginale avec prolongement centripète en forme de battant de cloche (fig. 25 et 30, pl. II) ; d'autres enfin présentent une écorce chromatique continue reliée par de très fins tractus à un globule central sphérique (fig. 30, *au centre*). Tous, dans la suite, s'émiettent encore davantage, puis finissent par disparaître.

b. Mode de différenciation du macronucléus jeune. — Le macronucléus néoformé, qui doit remplacer l'ancien après la conjugaison, a d'abord été aperçu par PLATE (**1886**) chez *Dendrocometes*, puis par SCHNEIDER (**1887**) chez *Stylocometes* ; KEPPEN (**1888**), puis MARTIN (**1909** *a*) l'ont étudié aussi chez *Acineta papillifera*, mais parmi ces auteurs aucun n'avait suivi la série des différents stades. Seuls HICKSON et WADSWORTH (**1902**) l'ont fait chez *Dendrocometes* en partant du micronucléus (issu du noyau

fécondé) qui se gonfle et s'accroît, jusqu'à ce qu'il ait acquis sa taille et sa constitution définitives de macronucléus adulte. Le fait le plus remarquable de cette évolution serait, d'après les deux auteurs, le passage du noyau par un stade entièrement « *vide de chromatine* », celle-ci étant rejetée dans le cytoplasme sous forme de fins granules qui bientôt dégénèrent. HICKSON compare ce processus aux expulsions chromatiques déjà signalées par lui dans l'œuf des Hydrocoralliaires et des Alcyonaires, par HECKING dans celui des Insectes, par BOVERI dans les cellules somatiques d'*Ascaris*, etc. Malgré ces analogies, d'ailleurs un peu lointaines (car ce n'est pas le *macronucléus* en voie de développement, mais bien le *micronucléus* au stade A de la conjugaison que l'on devrait homologuer avec un noyau d'ovocyte) le fait même du rejet de chromatine aurait besoin d'être établi d'une façon plus précise et je préfère en attendant supposer avec MARTIN (**1909** *a*, p. 372) que la diminution de chromaticité est causée simplement par l'énorme accroissement en volume avec absorption d'eau, comme l'a bien établi MAUPAS (**1889**) pour le cas des Ciliés.

Quant à moi, j'ai observé jusqu'ici le macronucléus jeune chez les espèces suivantes : *Paracineta limbata, Discophrya elongata* (**1911**, fig. IV *e*, p. 441), *Choanophrya infundibulifera* (fig. 74, pl. IV), *Dendrocometes paradoxus* (fig. 20 et 21, pl. I), *Tokophrya cyclopum, Acineta papillifera, Ephelota gemmipara.* J'étudierai seulement sa genèse chez les 3 dernières de ces formes, d'abord parce que j'en possède un matériel plus riche, ensuite et surtout parce que les stades de développement s'y succèdent selon trois types très différents.

Chez *Tokophrya cyclopum*, l'aspect du noyau jeune est au début peu différent de celui du micronucléus gonflé dans la prophase de la première mitose (fig. 80, pl. V), sauf que les mailles du réseau sont plus grosses et les granules oxychromatiques qui en occupent les points nodaux, beaucoup plus volumineux. L'individu du centre sur la figure 84 (pl. I) nous montre cet aspect. Le noyau grandit encore et les granules se multiplient (fig. 85, 86, 87) ; en même temps que le réseau s'épaissit, toute la masse fondamentale devient plus colorable et se teint très vivement par les couleurs acides (fig. 88 et 93). Les granules oxychromatiques du début semblent s'être portés à la périphérie et leur diamètre augmente ; ils confluent même parfois en flaques irrégulières à contour étoilé (fig. 89). Si cet aspect est peut-être un actefact, il témoigne en tous cas de ce que les granules sont, à ce stade, extrêmement altérables. Ce sont eux qui donneront, dans le macronucléus adulte, ces calottes plan-convexes immédia-

tement appliquées contre la face interne de la membrane nucléaire et que j'ai nommées antérieurement (p. 82) *grains pariétaux*. Ils représentent ainsi, autant qu'il m'a semblé, *toute la chromatine héritée directement du micronucléus* et, comme cet élément au repos, ils se colorent en *violet* par la méthode au krésylblau-fuschine-orange. Quant à la chromatine proprement basophile, le noyau n'en renferme encore à ce stade aucune trace, et c'est un peu plus tard seulement qu'elle apparaît sous forme de très fines parcelles colorables en bleu ou vert (fig. 90) dans les points nodaux du réseau toujours oxychromatique. Ces grains en s'accroissant donneront les microsomes du noyau définitif, tandis que le réseau lui-même disparaît en entier, résorbé ou dissous (fig. 91).

J'ai décrit tous ces aspects, tels qu'ils se présentaient sur les préparations fixées, et sans prétendre discuter leur valeur objective, car je ne les ai point suivis sur l'animal vivant. L'existence réelle des structures réticulaires (ou alvéolaires) dans les stades de début, semble peu contestable, puisque le noyau jeune dérive directement d'un micronucléus dont la structure fibreuse (alvéoles étirées ?) apparaît même sur le frais dans les stades de mitose. Que ce réseau alvéolaire se maintienne dans la suite et que l'aspect écumeux de la substance fondamentale, sur les figures 88, 89, 90 et 93, corresponde bien à une structure positive et non à une simple précipitation des éléments coagulables (albuminoïdes) contenus dans le suc nucléaire, c'est peut-être un peu moins sûr. En tout cas, je crois avoir suffisamment montré (p. 79) que dans le noyau adulte de *Tokophrya cyclopum*, il n'existe *in vivo* ni sur coupes, aucun élément figuré en dehors des microsomes.

Chez *Acineta papillifera*, les nouveaux corps nucléaires sont au début absolument sphériques, avec une structure spongieuse ou réticulaire enchevêtrée, qui rappelle vivement celle des stades analogues chez les *Vorticellides* (Maupas, Enriques, Popoff). Comme chez ces derniers Infusoires, le contenu des ébauches se montre très coagulable et se rétracte par plasmolyse à l'intérieur de la membrane avec une grande facilité, sous l'action des réactifs (fig. 26, pl. II). Le carmin colore la masse en rose pâle avec des grains plus foncés aux points d'intersection du réseau ; mais dans la suite, quand le nouveau noyau s'est accru davantage, il ne semble plus contenir aucun élément chromatique basophile et devient presque invisible si l'on n'adjoint au carmin un colorant acide. Dans la triple coloration par l'hémalun, l'éosine et l'orange, il absorbe l'orange avec intensité, tandis que les fragments du macronucléus ancien

se teintent d'un bleu profond et le cytoplasme en rose. Sa forme est devenue le plus souvent ovalaire à ce stade (fig. LXIII *i*, *j*, p. 228) ou même un peu irrégulière.

Sur les coupes, sa texture apparaît massive, faite d'une substance achromatique très finement ponctuée, ce qui est peut-être l'indice d'une structure alvéolaire trop ténue pour pouvoir être mise en évidence. L'hématoxyline au fer y colore des granules en séries sinueuses et formant des traînées dont l'aspect rappelle assez celui des chromosomes dans le noyau des ovocytes de beaucoup de Poissons, de Reptiles et d'Oiseaux (voir RUCKERT **1893**, LOYEZ **1905**, etc.). J'ai moi-même observé, dans les



FIG. LXIV. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG). Macronucléus jeune après conjugaison ; *a*, avec nombreux « chromosomes doubles » (pseudogemini) × 2200 ; *b*, stade plus âgé, après chromatolyse, × 1500.

œufs ovariques de la Baudroie (*Lophius piscatorius* L.), des images presque superposables à celles fournies par le noyau d'*Acineta papillifera* ou de *A. tuberosa*, au stade de la figure 24, pl. II. Hâtons-nous d'ajouter toutefois qu'il s'agit là d'une ressemblance superficielle et non d'une homologie, car les figures colorables au fer, dans ces noyaux d'Acinétiens, sont des ébauches de nucléoles. Nous trouvons dans la suite, à la place des granules alignés, des sphères disséminées de dimensions déjà notables, entourées d'un halo clair (fig. 25, pl. II).

Ces corps n'ont qu'à grandir pour donner les macrosomes. Puis la chromatine basophile se développe peu à peu, sous forme de très fines granulations (*microsomes*) dans la substance fondamentale, et la structure définitive du macronucléus adulte se trouve ainsi réalisée (fig. 27). pl. II).

Enfin, le dernier exemple (et de tous le plus curieux) de la différenciation du macronucléus jeune, est celui d'*Ephelota gemmipara*. La structure commence par être très semblable à celle que nous avons trouvée chez *Acineta papillifera*, comme on pourra s'en rendre compte en comparant

l'image d'un stade très jeune (fig. 104, pl. VI) avec la figure 26 (pl. II), puis celle d'un stade plus âgé (fig. LXIV *b*, p. 232) avec la figure 24 (pl. II). Mais à un moment donné, et sans que j'aie pu suivre encore le mécanisme exact de cette apparition, on constate dans la masse fondamentale du noyau (structure achromatique réticulo-alvéolaire) la présence de remarquables *bâtonnets doubles*, généralement incurvés et semblables à des chromosomes qui seraient groupés par paires ; je nommerai ces figures des « *pseudogemini* ». Tantôt, ils sont peu nombreux (fig. 105, pl. VI) et l'on compte dix à douze couples à peine, dans les coupes successives d'un même élément nucléaire ; tantôt, au contraire ils sont plus fins et plus serrés (fig. LXIV *a*, p. 232) et le total des paires est de 50 ou plus, pour un seul macronucléus.

J'interprète comme un stade très probablement antérieur, le noyau de la figure 106 (pl. VI) montrant la *fissuration longitudinale* de ces mêmes bâtonnets arqués ; l'image ressemble alors d'une manière extraordinairement frappante à la section transversale ou oblique (on ne voit pas de centrosomes !) d'une mitose de Salamandre, un peu avant la phase de plaque équatoriale. Mais bientôt, comme passant par un stade de fluidité plus grande, les *pseudogemini* se raccourcissent en gouttelettes oblongues ou en larmes, dont le groupement par paires reste toujours fort net (fig. 107, pl. VI). Puis, par suite de courants de brassage dans la masse nucléaire (nettement exprimés sur les coupes par la torsion et l'étirement des mailles du réseau), les bâtonnets perdent leur ordonnance deux par deux, et s'unissent en *rosaces d'agglutination*, en des points qui correspondent sans doute aux remous du courant (fig. 108, pl. VI).

Je ne saurais actuellement me prononcer sur la nature exacte et la valeur de ces formations temporaires que sont les *pseudogemini ;* par suite de la rareté relative du matériel, je n'ai pu essayer sur eux la méthode de Biondi, ni celle au krésylblau-fuschine-orange. La coloration par le Mann, en un violet-rougeâtre qui varie d'ailleurs beaucoup d'un stade à l'autre (fig. 105 à 109) semble indiquer qu'il s'agit bien de chromatine, non de substance nucléolaire. Les nucléoles sont d'ailleurs totalement absents du macronucléus jeune d'*Ephelota* pendant assez longtemps (fig. 110 et 111 et n'apparaissent que bien plus tard (1).

(1) Les seuls exemples comparables sont, à ma connaissance du moins : d'une part, les curieuses figures en V observées par MITROPHANOV (**1903**), et nommées par lui « chromosomes », dans le noyau des Paramécies (voir surtout ses fig. 17, 18, 22 et 38 *c*, *f*, *g*) : d'autre part, les soi-disant « chromosomes quiescents » obtenus par HUIE (1897), également pliés en V et toujours en nombre fixe, dans les noyaux des poils de *Drosera*, après alimentation intense au moyen d'albumine. Ni dans l'un, ni dans l'autre de ces cas, on n'avait observé le groupement des figures chromatiques par paires, rappelant certains aspects des mitoses sexuelles, comme chez *Ephelota*.

Au stade de la figure 109 (pl. VI) il se produit comme une sorte de *fonte* des amas chromatiques qui semblent diffluer de toutes parts en traînées irrégulières (phénomène correspondant à la phase étoilée des granules pariétaux chez *Tokophrya cyclopum* : fig. 89, pl. V); c'est alors qu'une partie d'eux-mêmes se dissout dans le suc nucléaire qui devient plus colorable. Puis ces amas s'émiettent jusqu'à disparition complète, ou plutôt se dissocient en très fins microsomes occupant les points nodaux

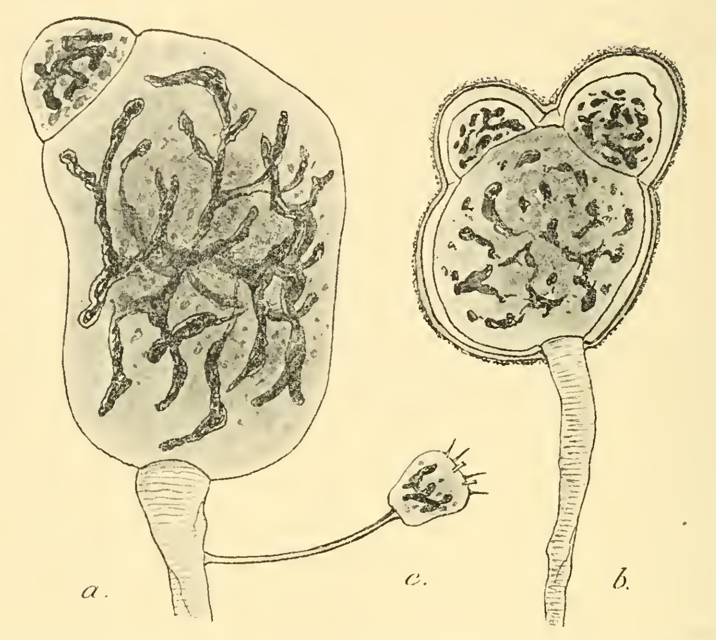


FIG. LXV. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG), × 400. *a*, exemplaire de forme aberrante avec microgamète en partie résorbé; *b*, exemplaire enkysté avec 2 microgamètes ; *c*, Individu de race naine, fixé sur le style de *a*.

du réseau fondamental, dans le noyau déjà rameux qui s'accroît de plus en plus (fig. 110 et 111, pl. VI). Mais cette structure réticulaire est propre au noyau jeune qu'elle distingue à première vue, sur les préparations ; dans les noyaux adultes la structure est beaucoup plus dense, avec blocs chromatiques compacts de forme irrégulière, noyés dans une substance fondamentale amorphe (voir fig. 99 à 102, pl. VI, et les fig. de la pl. III).

§ IV. — Anomalies

a. Conjugaisons triples. — Les conjugaisons triples, ou couples à trois individus, ne semblent pas beaucoup plus rares chez les Acinétiens

que chez les Infusoires ciliés. PLATE (1888) les avait déjà rencontrés chez *Stylocometes ;* il les signale aussi (1886) chez *Dendrocometes* où HICKSON et WADSWORTH (1902) les ont revus depuis, mais trop rarement pour pouvoir approfondir leur évolution nucléaire.

J'en ai observé quelques-uns pour ma part chez *Tokophrya cyclopum* ; celui de la figure 84 (pl. V) est encore à un stade de début avec micronucléus unique, au repos, dans chacun des trois conjoints. Dans cette même série j'ai observé un tel couple en train d'accomplir déjà la deuxième mitose de maturation, ce qui indique une évolution normale au moins commencée. Chez *Ephelota gemmipara,* j'ai rencontré souvent, comme chez les Vorticellides, deux microgamètes unis simultanément à un seul macrogamète (fig. LXV *b*). La figure 50 (pl. III) montre un couple similaire dans lequel les fuseaux micronucléaires de l'individu ♀ sont répartis à la fois vis-à-vis des deux conjoints ♂. Je suis enfin un peu perplexe sur l'interprétation qu'il convient de donner à la conjugaison formée par trois individus en série linéaire, sur la figure LXVI (p. 238). Il est possible que les individus extrêmes (*a* et *c*) ayant gardé leur pédoncule, soient l'un et l'autre macrogamètes, ayant saisi en commun, chacun par une extrémité, le même microgamète (*b*) ; mais peut-être l'individu *a* est-il lui-même un mâle, encore non détaché du style et accouplé avec le mâle intermédiaire (*b*). L'observation des stades postérieurs du même couple, que j'ai trouvé malheureusement dans une préparation fixée, aurait seule pu nous l'apprendre, bien que la première hypothèse me paraisse plus vraisemblable.

b. Individus reconjugants. — Un phénomène beaucoup plus digne d'intérêt que la copulation triple (déjà fréquemment observée, bien que le détail en soit encore mal connu) est la « *reconjugaison* », signalée pour la première fois par ENRIQUES (1908) chez *Chilodon dentatus.* Elle consiste dans ce fait que des individus sortant de conjugaison et *n'ayant pas encore reconstitué leur appareil nucléaire normal* (ce qui les rend *morphologiquement* reconnaissables, sans aucun doute possible, comme des ex-conjugués) s'accouplent de nouveau, soit entre eux, soit avec des individus neufs et recommencent ainsi le cours de l'évolution sexuelle, *sans divisions végétatives interposées.*

DOFLEIN avait déjà indiqué (1907 *a*) quelque chose d'approchant, mais cependant distinct par suite des circonstances où le phénomène a lieu : chez *Paramœcium caudatum,* dit-il, « si l'on désunit artificiellement des couples conjugués à un stade déjà avancé, on peut facilement obtenir

que les ex-conjoints s'accouplent avec d'autres individus : soit avec ceux qui n'ont pas encore été conjugués du tout, soit avec des ex-conjugués d'autre stade ».

J'ai rencontré plusieurs fois, chez *Tokophrya cyclopum*, la reconjugaison telle que la décrit Enriques, c'est-à-dire accomplie par un individu qui s'accouple à nouveau, après avoir déjà traversé une première fois le cycle complet d'une conjugaison précédente, donc sans aucune interruption ou perturbation quelconque expérimentalement apportée aux phénomènes normaux. L'union présente ici ce caractère particulier que le « *reconjugant* » est déjà constitué par la fusion complète des deux individus du couple primitif et possède par conséquent, à côté d'un macronucléus jeune en voie de développement et d'un à trois micronucléi (dont un seul restera), deux macronucléi anciens, non encore résorbés.

Dans le couple triple de la figure 84 (pl. V) l'individu médian est un reconjugant, comme l'indiquent ses deux noyaux, plus une ébauche de noyau jeune ; tandis que l'exemplaire de gauche sur la figure 81 est un conjugué neuf, malgré ses deux noyaux. Il peut même arriver, comme c'est le cas pour le couple complexe de la figure 86, fort étrange à première vue, que les conjoints soient *tous les deux* des exemplaires reconjugants ; ils ont alors entre eux quatre macronucléi anciens, puisqu'ils représentent la fusion, par deux conjugaisons successives, de quatre individus normaux. Et même l'individu de droite montre en outre, dans son cytoplasme, deux corps chromatiques violacés qui, par leur forme et leur structure, sont bien certainement les restes de deux anciens noyaux : on distingue même encore la couronne périphérique de granules pariétaux autour de chacun d'eux. Ces éléments très régressés fournissent la preuve indiscutable que l'exemplaire qui les contient, provient lui-même d'un couple où l'un des deux conjoints était reconjugant. Un même Infusoire peut donc, dans certains cas, traverser sans arrêt ni repos *trois conjugaisons successives*.

CHAPITRE VI

ENKYSTEMENT

Il est classique de distinguer, avec Balbiani (1881) et Fabre-Domergue (1888), parmi les formations kystiques des Infusoires ciliés, deux grandes catégories : 1° le « kyste de division », simple abri muqueux tem-

poraire où a lieu la reproduction, soit d'une manière exclusive (*Colpoda*, *Holophrya*, *Ophryoglena*, *Mycterothrix*, etc.), soit en partie seulement (*Lacrymaria*, *Trachelocerca*, *Glaucoma*, etc.) ; 2° les « kystes de conservation » (*Dauercysten* ou *Ruhecysten* des auteurs allemands) qui prennent naissance seulement quand les conditions ambiantes se trouvent défavorables. Ils servent à assurer la permanence de l'espèce et facilitent sa dispersion ; ce sont de beaucoup les plus fréquents.

Ainsi que l'avait reconnu BÜTSCHLI, (**1889**, p. 1920) les kystes des Suceurs appartiennent presque tous à cette deuxième catégorie, à l'exception d'un ou deux cas dont il sera question plus loin.

§ I. — Mode de formation des kystes

Malgré des observations répétées sur des espèces diverses, je ne suis pas encore arrivé à déterminer avec précision par quelle sorte de processus la membrane kystique prend naissance à la surface de l'Infusoire : si c'est par *sécrétion*, aux dépens d'une substance émise à travers la pellicule et se condensant ensuite par-dessus cette dernière, ou bien par une *mue* du système tégumentaire, comme nous l'avons admis plus haut pour les coques et les loges (chap. III, p. 120). La question ne semble pas davantage éclaircie pour le kyste des Ciliés, la plupart des auteurs admettant avec BÜTSCHLI (**1889**, p. 1659) la théorie de la sécrétion, tandis qu'un certain nombre d'autres (voir en particulier PROWAZEK **1904** et **1910** *a*, p. 110) tiennent pour l'hypothèse de l'exuviation, sans apporter d'ailleurs d'arguments décisifs (1). J'indiquerai çà et là, à propos des formes citées, les remarques effectuées, sans prétendre baser sur ces données trop fragmentaires, une conclusion d'ensemble.

En ne tenant pas compte de ce problème irrésolu, pour la solution duquel des recherches plus détaillées s'imposent, on peut reconnaître aisément, d'après les caractères morphologiques de la paroi du kyste : d'une part, les phénomènes de *protection temporaire in situ*, consistant dans la naissance d'une enveloppe gélatineuse dont l'animal s'entoure, après rétraction totale ou partielle des suçoirs, sans quitter son pédoncule et sans subir non plus aucune modification structurale ; d'autre part, l'*enkystement vrai*, dans lequel le corps devient sphérique et libre à l'inté-

(1) Cependant BRUMPT (**1910**, p. 150) dit avoir observé facilement sur la paroi du kyste de *Balantidium coli*, les stries méridiennes indiquant encore la place des rangs de cils disparus et montrant avec évidence que cette paroi se forme aux dépens du tégument. J'ai pu, de mon côté, vérifier la même chose sur les kystes sphériques des vulgaires *Nyctotherus* du rectum des Batraciens (*N. cordiformis* EHRG.)

rieur d'une enveloppe membraneuse de forme définie, le plus souvent ornée de sculptures spécifiques. L'animal perd ainsi, en apparence du moins, toute trace d'orientation et n'est plus qu'une goutte amorphe de plasma nuclée, qui devra traverser à la sortie du kyste, les étapes successives d'une véritable ontogénèse.

A. Protection temporaire *in situ* (kystes gélatineux).

Le plus connu des faits de la première catégorie, et en même temps l'un des mieux observés, est l'enkystement temporaire d'*Ephelota gemmi-*

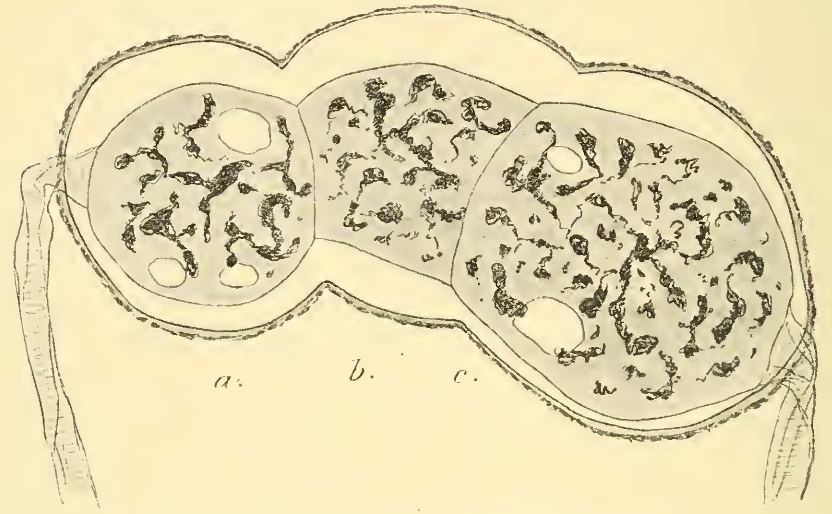


Fig. lxvi. *Ephelota gemmipara* (Hertwig), × 500 ; couple triple enkysté à deux macrogamètes (*a* et *c*) réunis entre eux par le corps d'un troisième individu (*c*), sans doute microgamète ?

para. La chose a été vue par Hertwig (**1876**), par P. J. van Beneden (*in* Fraipont **1877-78**), Robin (**1879**) et Keppen (**1888**) ; c'est bien à tort que Sand (**1901**, p. 381) l'indique comme étant « très rare chez cette espèce ». Il suffit de conserver vingt-quatre ou quarante-huit heures, dans un cristallisoir d'eau de mer, des peuplements d'*Ephelota*, pour trouver la plupart des animalcules enkystés, soit par le manque de nourriture, soit surtout par défaut d'eau courante, inconvénient auquel ils sont extrêmement sensibles. Il est à remarquer que, dans une expérience donnée, les couples conjugués (fig. lxv *b*, p. 234 et fig. lxvi, p. 238), ou encore les exemplaires en « division sexuelle » (fig. lx *b*, p. 209), s'enkystent beaucoup plus tôt que les individus voisins, comme s'ils étaient rendus plus susceptibles par leur état physiologique.

L'enveloppe gélatineuse apparaît comme une mince couche hyaline à la surface du corps, en contact intime avec lui, tant qu'elle s'accroît en épaisseur par incessante apposition de couches néoformées, qui paraissent de plus en plus denses de l'extérieur à l'intérieur. Les particules étrangères dont elle est souvent recouverte, comme l'avait déjà vu Hertwig, témoignent d'une viscosité prononcée. Au bout de quelque temps, quand sa formation a pris fin, la gelée laisse entre elle et le corps un espace vide produit soit par pénétration d'eau, soit plutôt par rétraction de la masse cytoplasmique.

Pendant les premières heures qui suivent la formation du kyste, les tentacules (ou plus exactement : les appendices préhenseurs seuls) continuent à proéminer à la face apicale. Ils disparaissent ensuite à peu près complètement dans les kystes plus âgés, comme l'indique le dessin reproduit par Fraipont (1877, pl. V, fig. 8) d'après van Beneden. Une coupe faite à pareil stade (fig. 45, pl. III) montre que les suçoirs sont rétractés jusqu'au niveau de la surface tégumentaire, le tube interne persistant seul intégralement et laissant voir, à son sommet, l'élargissement en cupule qui formait la ventouse. Quant aux filaments squelettiques des « Fangfäden », ils se conservent de même intacts dans la masse endoplasmique ; mais leur extrémité supérieure est tronquée, comme s'il y avait eu *résorption* de toute leur partie non incluse, et non pas simple *rétraction.*

On voit sur les coupes aussi (fig. 45 et 50, pl. III) que la paroi du kyste forme un bourrelet très épaissi, au niveau du sommet du style, et cette même place présente un rabat, ou *collier sidérophile* retombant vers le bas, dont on ne trouve aucune trace sur d'autres exemplaires. Il s'agit là, probablement, d'une sécrétion annexe, émanée de la zone périscopulienne et dont la fonction paraît être de rendre le joint plus étanche. Le tégument alvéolaire se reconnaît fort bien, à un fort grossissement, sous la paroi du kyste ; mais la pellicule est peu nette. C'est peut-être là un indice qu'elle est représentée en fait, après accroissement énorme en épaisseur suivi de décollement, par la paroi du kyste.

Un mode de protection de tous points comparable existe aussi (mais avec rétraction complète de tous les tentacules, dès le début) chez un certain nombre d'espèces du genre *Discophrya.* C'est sans doute à l'observation de quelques stades initiaux ayant rapport à ce phénomène qu'il faut rapporter, ainsi que l'avait indiqué Bütschli (1889, p. 1847), les brèves indications de Stein sur la présence d'un tégument externe gélatineux, par-dessus la pellicule propre du corps, chez *D. cothurnata,*

D. Steinii et *D. Lichtensteinii*. Le même auteur représente également (**1854**, pl. VI, fig. 28) un aspect similaire chez *D. astaci*, mais sur un exemplaire où quelques tentacules sont encore étendus.

On obtient l'enkystement d'une manière assez facile, pour les *Discophrya* des Coléoptères aquatiques (*D. Steinii*, *D. cybistri*, *D. acilii*, etc.) en laissant séjourner quelque temps à l'air libre, ou encore en chambre humide bien aérée, les élytres de l'hôte, afin de produire une mise à sec très progressive des Acinètes. Le phénomène doit avoir lieu, dans la nature, chaque fois que la face dorsale de l'insecte reste un certain temps émergée (ainsi qu'il arrive fréquemment pour les Dytiques et Hydrophiles), et surtout quand l'hôte s'envole pour voyager d'une mare à l'autre. Des conditions œcologiques semblables sont offertes d'autre part à une espèce du même genre : *Discophrya elongata*, qui vit sur la coquille des Lymnées et des Paludines ; car ces Gastropodes aquatiques (les premiers principalement) ne craignent pas l'émersion totale ou partielle, quand ils rampent sur la marge des aquariums et des bassins, ou encore sur les végétaux incomplètement baignés par l'eau.

Dans des cultures nombreuses de *D. elongata*, j'ai réussi à provoquer la formation des kystes (Collin **1911**, p. 446) par une méthode toute différente : celle du *jeune prolongé en eau pure*, soit à la température ordinaire du laboratoire, soit à l'étuve à 25°. Martin (**1909** *a*) a pratiqué aussi l'affamement chez cette espèce, mais ne dit pas avoir jamais observé de kystes, tandis que j'ai atteint plusieurs fois des moyennes de 50 et même 75 %. Il est remarquable, dans ce cas, que tous les exemplaires qui s'enkystent le font environ en même temps, soit vers le quatrième jour et *avant l'épuisement complet des réserves accumulées*. Ceux qui ont dépassé cette période critique et dont le cytoplasme est devenu très transparent, sans qu'il y ait eu en même temps rétraction des suçoirs, paraissent avoir perdu la faculté de passer par un stade de repos et, si loin qu'on prolonge la durée de l'expérience, *ils ne s'enkystent plus*. Leurs changements se bornent à une diminution progressive de volume, ainsi que l'a représenté Martin (fig. 3 et 4, pl. VIII) dans le travail déjà cité, la masse cytoplasmique se consumant d'elle-même, beaucoup plus vite que le noyau, par une sorte d'*autophagie*.

Sur la morphologie des kystes de *D. elongata* (au moins pour ceux des exemplaires pédonculés normaux) il y a peu à ajouter, car ils ressemblent étrangement à ceux déjà décrits pour les *Ephelota*, sauf leur aspect plus allongé, comme la forme du corps lui-même. Le bourrelet d'épaississe-

ment basal, entourant le sommet du style (fig. LXIX *a*, *b*, *c*, p. 249) ne semble pas accompagné ici d'un collier sidérophile, comme chez *E. gemmipara*. Chez la race culturale astyle, j'ai décrit (**1911**, p. 447 et fig. V *o*) des kystes ovoïdes sans orifice polaire et clos de toute part. La couche extérieure glutineuse est toutefois plus développée en un point qui sans doute correspond à la place du pédoncule absent. Sur les coupes d'exemplaires en voie d'enkystement, la paroi kystique apparaît comme formée par le gonflement progressif de la membrane pelliculaire, plutôt que comme une sécrétion distincte ; et quand elle se sépare, après avoir acquis son épaisseur totale, l'ectoplasme (ou tégument sidérophile criblé) semble être à nu à l'intérieur du kyste. Si ces résultats sont exacts, ainsi que j'ai lieu de l'espérer, la théorie de l'exuviation se trouverait ici démontrée. J'ai d'autre part, obtenu des images entièrement concordantes, pour *Discophrya Steinii* et pour *D. cybistri*.

G. ENTZ (1902) est arrivé à la même conclusion pour les kystes solitaires d'*Acineta tripharetrata*, qui, comme ceux des *Discophrya*, enveloppent simplement l'Infusoire au sommet de son pédoncule, étant de plus fixés par une large surface basale aplatie que limite un cercle saillant. Sur les kystes âgés, la paroi est brunâtre, d'aspect très condensé, et paraît homogène. Mais, sur les kystes jeunes, surpris en formation, cette même paroi est hyaline, de consistance muqueuse et laisse voir nettement de fines cloisons radiales qui seraient l'image très agrandie des alvéoles tégumentaires. Il y aurait même fréquemment deux ou trois couches concentriques, montrant cette structure cloisonnée et provenant sans doute d'autant de mues successives. En dehors de l'enkystement, la structure alvéolaire « n'apparaît qu'avec peine et par places » dans la membrane d'enveloppe qui, par son soulèvement partiel, sert à constituer la loge (1).

B. ENKYSTEMENT VRAI (KYSTES MEMBRANEUX).

Les plus anciennement connus, dans cette deuxième série des « kystes membraneux » que l'on pourrait aussi nommer kystes à forme définie, sont ceux de *Podophrya fixa* (genre « *Orcula* » WEISSE **1847**). Ils

(1) Ces données de G. ENTZ ne concordent qu'en partie avec mes observations ; car sur toutes les espèces que j'ai personnellement étudiées (cf. plus haut, p. 22), j'ai toujours vu la loge formée *par la pellicule seule*, c'est-à-dire par une membrane homogène et anhiste, et non point par l'ensemble des deux couches tégumentaires (*ectoplasme* et *pellicule*). Je signale cette divergence, sans prétendre trancher la question dans un sens ou dans l'autre, pour *A. tripharetrata*.

ont été revus, décrits ou figurés, par Stein (**1854**), Cienkowsky (**1855**), Maupas (*in* Bütschli **1889**, pl. LXXVI, fig. 14 *f*) (1) et Sand (**1901**, p. 122 et 223). On les voit apparaître en grand nombre dans les cultures un peu âgées, même parfois dans les cultures jeunes, dès que l'aliment vient à manquer. Grâce à l'extrême facilité avec laquelle on les obtient, j'ai pu approfondir quelques points contestés touchant leur structure intime et leur mode de formation. A l'état d'achèvement complet, on y distingue sans peine deux enveloppes concentriques : ectocyste et

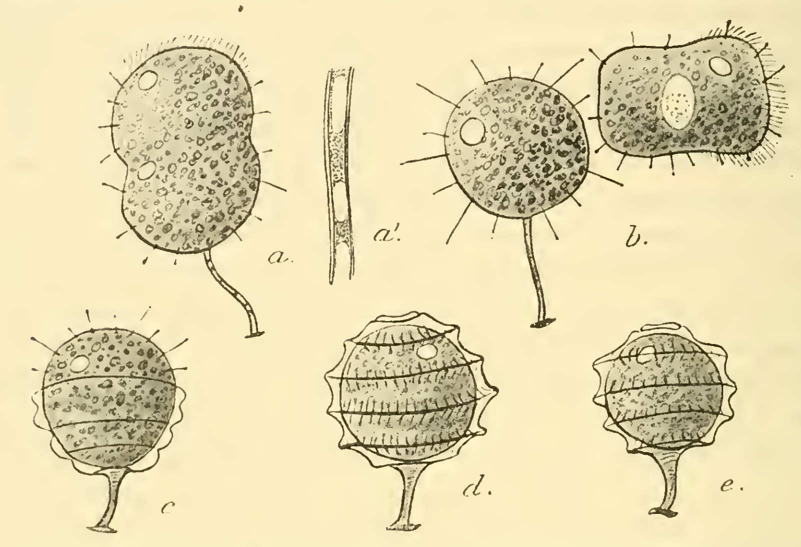


Fig. LXVII. *Podophrya fixa* (O. F. Müller), × 500; *viv.*; *a*, début du bourgeonnement (pseudo-fissiparité); *a'*, style plus grossi (× 1500) pour montrer le gelée axile vacuolaire; *b*, libération de l'embryon; *c*, début d'enkystement; *d*, *e*, kystes achevés à 4 et 5 anneaux transverses.

endocyste. La première est subglobuleuse, terminée supérieurement par un manchon tronconique à rebord ondulé, et inférieurement par un appendice tubulaire arqué qui joue le rôle de pédoncule. La deuxième, qui paraît beaucoup plus mince, est complètement sphérique; étroitement appliquée au début sur le corps protoplasmique, elle se détache ensuite par rétraction de ce dernier. On la voit fort nettement sur les figures 13 et 14 (pl. I); Cienkowsky admettait déjà son existence, mise en doute par Bütschli (**1889**, p. 1921) et confirmée, je crois, par Sand (**1901**) (2).

(1) Les fig. 14 *e* et *f*, Pl. LXXVI, ont été désignées, dans le texte des « *Protozoa* » et dans l'explication jointe aux planches, comme fig. 9 *b* et *c*, par suite d'erreur typographique.

(2) « Nous avons vu, dit Sand (p. 122), chez *Podophrya libera* et *Podophrya fixa*, une membrane très nette qui recouvrait le corps à l'intérieur du kyste »; ce qui ne paraît pas devoir être entendu de la simple existence d'une pellicule tégumentaire, bien que ce passage unique puisse prêter à équivoque.

L'ectocyste porte en outre quatre et parfois cinq bourrelets circulaires saillants, à bord mince et tranchant, séparés les unes des autres par des sillons concaves et disposés transversalement à distance à peu près égale, « comme les cercles de latitude d'une sphère » (SAND). D'après les renseignements à lui transmis par Maupas, BÜTSCHLI (p. 1921-1922) décrit, à la surface du kyste, de fines stries méridiennes qui s'étendraient du bord de chaque bourrelet jusque vers la moitié des espaces intermédiaires, en se dirigeant vers le bas ; j'ai revu ces mêmes stries, plus ou moins prononcées selon les exemplaires (plus nettes en général sur les kystes plus âgés), mais s'étendant toujours sur la surface entière de la membrane, à partir du mamelon de la face apicale, d'où elles divergent en rayonnant, jusqu'à la base du pédoncule.

Comme l'ont observé les auteurs (STEIN, CIENKOWSKY et MAUPAS) la formation du kyste a lieu progressivement de la base au sommet (voir fig. LXVII *c*, p. 242) et les suçoirs eux aussi se rétractent à mesure. La paroi est d'abord de consistance gélatineuse, avec bourrelets convexes à bord épais et arrondi, comme l'a figuré CIENKOWSKY. Cet aspect m'a paru s'expliquer aisément par gélification et soulèvement partiel de la couche pelliculaire, suivant certaines zones limitées en forme d'anneaux transverses, s'opérant à partir du style et gagnant de proche en proche vers la face apicale ; la dernière zone de soulèvement est celle qui donne naissance au mamelon terminal tronqué. En même temps, et à mesure que le corps se rétracte, les intervalles concaves, demeurés adhérents, s'infléchissent et s'affaissent vers l'intérieur, les cercles qui font saillie acquérant par là même leur profil à angle aigu. Quant aux stries méridiennes, qui sont plutôt de très fines rides, elles se forment en dernier lieu et sont sans doute le résultat d'une déshydratation partielle de la couche membraneuse, à mesure qu'elle acquiert une plus grande fermeté (1).

Une question fort contestée est celle de l'origine exacte du pédoncule du kyste. Tandis que STEIN admet qu'il dérive directement du pédoncule ancien de la *Podophrya*, CIENKOWSKY le fait naître d'une manière indépendante et le croit néoformé. BÜTSCHLI (p. 1920) tient cette der-

(1) On obtient des rétractions semblables, avec rides irrégulières, en traitant par l'alcool ou par d'autres coagulants les capsules gélatineuses de beaucoup d'Algues inférieures (Desmidiacées, Protococcoïdées, etc...), parfois même des stries irradiées autour des centres de résistance formés par les corps cellulaires disposés dans la gelée, chez les formes coloniales (Volvocinées, Tétrasporacées, Palmellacées, etc.) ; de sorte que l'orientation régulière des stries dans le sens du plus grand axe, chez un kyste de *Podophrya*, serait l'indice d'une tension dominante dirigée de pôle à pôle, d'une ligne de plus grande résistance passant par l'axe du style. C'était ce que l'on pouvait déjà prévoir *a priori*, par la forme même du kyste.

nière opinion pour « certaine » et la considère comme basée sur des arguments décisifs. D'après l'ensemble des stades observés, et bien que n'ayant pas encore suivi sur un seul et même exemplaire toute la série évolutive, je n'hésiterai pas à conclure dans le même sens que STEIN, contre BÜTSCHLI et CIENKOWSKY. Le pédoncule du kyste dérive du style ancien, parce qu'il porte constamment à son extrémité une plaque basale (plaque cémentaire) qui ne saurait être formée que par une sécrétion spéciale, émanée de l'embryon au moment même où il se fixe. Comme on le voit déjà sur les figures 31 et 30, de STEIN (**1854**, pl. IV), le style se raccourcit et s'épaissit progressivement pendant la formation du kyste ; c'est sans doute là une conséquence d'une transformation pareille à celle que subit en même temps la pellicule tégumentaire pour devenir paroi du kyste, je veux dire le passage par l'état de gelée demi-fluide, extrêmement malléable. Que si le pédicule apparaît comme un appendice, une prolongation directe de la paroi kystique, ainsi que l'avait reconnu STEIN, nous ne devons pas oublier que, chez tous les Acinètes, la gaine membraneuse du style, malgré ses propriétés spéciales et sa résistance plus grande, continue directement la pellicule tégumentaire. Quant à la gelée amorphe, souvent vacuolaire, qui remplissait la cavité (voir plus haut, p. 106) elle subit une métarmorphose très spéciale, dont je n'ai pu suivre les phases, et devient très nettement lamellaire et stratifiée comme dans le style d'*Ephelota* (voir fig. 13 et 14, pl. I).

Les arguments sur lesquels BÜTSCHLI pense établir son opinion sont : d'une part que CIENKOWSKY aurait aperçu quelquefois le pédoncule ancien à côté du pédoncule nouveau du kyste ; d'autre part, que les espèces rarement pédonculées telles que *Podophrya libera*, ou même toujours astyles comme les *Sphærophrya*, paraissent avoir des kystes constamment pédonculés. Je ne mettrai point en doute l'observation de CIENKOWSKY, bien que n'ayant jamais réussi à la vérifier pour ma part ; mais je crois qu'elle peut s'expliquer comme répondant à une forme de développement raccourci que rien n'empêche de concevoir : si un individu, sur le point de « passer à l'état mobile » (voir chap. IV, p. 188) et déjà *orienté* par rapport au nouvel axe, sans avoir encore quitté le style ancien, se trouve surpris par des conditions mauvaises qui déterminent l'enkystement, ce phénomène aura lieu dans le sens de l'axe nouveau, donc avec production d'un style nouveau, autrement orienté. Et si *Podophrya libera*, peut-être aussi les *Sphærophrya* (voir BÜTSCHLI, p. 1920) ont des kystes pédonculés, ne peut-on tout aussi bien

conclure que, par suite de nécessités inconnues, ces formes habituellement libres doivent se fixer pour s'enkyster, et sécréter un pédoncule toutes les fois qu'il leur manque ? En l'absence de données certaines, ce raisonnement paraît pour le moins vraisemblable et serait même corroboré par le fait du réenkystement observé par Carter (1865) chez *Podophrya libera* (voir Bütschli, p. 1922), avec style nouveau implanté dans la cavité de l'ancien.

Quoi qu'il en soit, et même si l'on admet, comme je crois devoir le faire, l'hypothèse de la persistance du pédoncule ancien et de sa trans-

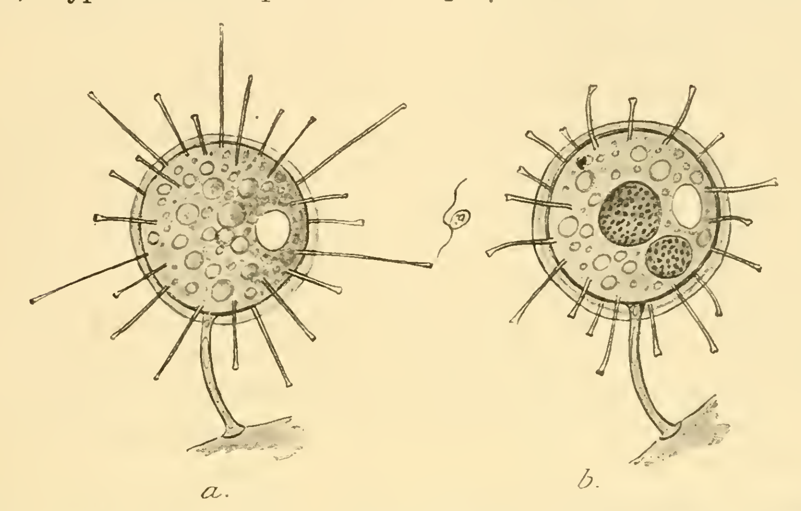


Fig. lxviii. *Podophrya Maupasii* Bütschli, × 650 ; *a*, exemplaire vivant avec limbe gélatineux (début d'enkystement) ; un phytoflagellé s'est pris par l'un de ses 2 flagelles à la ventouse d'un tentacule ; *b*, même exemplaire après coloration, montrant le limbe mieux limité et 2 macronucléi fortement inégaux.

formation normale en pédoncule du kyste, il y a bien enkystement vrai chez *Podophrya fixa* et chez *P. libera*, puisque le corps en se rétractant cesse d'adhérer au style, devenant libre et sphérique à l'intérieur du kyste. L'endocyste dont la présence est établie plus haut pour la première espèce (on le trouvera sans doute aussi chez la dernière) doit être considéré comme résultant d'une deuxième mue qui se produit à ce moment même, tout autour du corps rétracté, alors qu'il n'est plus en contact avec la pellicule primitive que suivant un certain nombre de cercles équatoriaux qui répondent aux zones d'affaissement.

Par contre, chez une espèce voisine, *Podophrya Maupasii* (fig. lxviii, p. 245), il n'y a qu'un simple enveloppement par un limbe gélatineux, comme chez *Ephelota*, les tentacules sortant même au début à travers la gelée, ainsi que cela a lieu chez *Paracineta limbata*.

Filipjev a décrit (1910, p. 138), chez *Tokophrya quadripartita*, un enkystement typique des adultes ou des embryons, les premiers abandonnant à ce moment leur pédoncule, de sorte que le kyste est toujours libre et sphérique. La paroi est rehaussée de saillies régulières donnant l'aspect échinulé, et sa couleur est brun-jaunâtre. J'ai souvent obtenu moi-même, soit par le séjour prolongé en chambre humide, comme le recommande Filipjev, soit plus sûrement encore par la méthode de l'affamement, les kystes très comparables de *Tokophrya cyclopum*; ils sont libres et sphériques, de même que ceux que j'ai fait connaître déjà (Collin 1911, pl. X, fig. 6 et 12) chez *T. infusionum*. Dans l'un et l'autre cas, leur membrane était lisse et sans teinte appréciable.

Chez les formes pourvues d'une loge ou d'une coque, l'enkystement a lieu à l'intérieur de celle-ci, qui se trouve alors constituer une sorte d'ectocyste, morphologiquement homologue à l'enveloppe de même nom, chez *Podophrya fixa*, comme ayant même origine. Le premier fait de ce genre qui ait été décrit est l'enkystement d'*Acineta papillifera*, obtenu par Keppen (1888, p. 61, et fig. 48, pl. IV), mais chez quelques exemplaires seulement, après séjour en chambre humide. Prowazek signale ensuite (1900) même phénomène chez la forme *Fraiponti-brevipes* d'*Acineta tuberosa ;* ici le kyste est figuré comme elliptique et porte encore la trace des deux lobes tentaculifères, sous forme de pointements latéraux symétriques. Il est possible que l'auteur n'ait observé que des kystes récents et que le corps s'arrondisse dans la suite d'une manière plus parfaite, en perdant toute orientation (1).

Enfin, il est un cas du plus haut intérêt, mais pour la connaissance approfondie duquel nous manquons encore de données ; c'est celui rencontré par G. Entz (1902, fig. 3 et 4, pl. VI) chez *Acineta tripharetrata*. Deux exemplaires voisins s'accouplent et, rapprochant leurs coques bord à bord, sommet contre sommet, ils se contractent pour donner par fusionnement un véritable « zygocyste ». Sur la signification qu'il convient d'attribuer à ce phénomène énigmatique et sur sa place possible dans le cycle évolutif, j'ai risqué une hypothèse déjà (chap. V, p. 214) qui me dispensera d'y revenir. La forme du kyste est celle d'un ovoïde, ou d'un « citron » mamelonné, de couleur jaune très accusée. Détail intéressant, un bourrelet équatorial saillant, orienté dans le même sens que le grand axe de

(1) D'après Sand (1901, p. 347) *Paracineta livadiana* peut aussi s'enkyster de même, « la loge se transformant en un kyste ovoïde dans lequel flotte, sans y adhérer, le corps devenu sphérique ». Il y a donc également selon toute vraisemblance, ectocyste et endocyste.

l'ovoïde, semble indiquer d'une manière permanente la trace du plan de copulation.

A les juger d'après leur forme, on devrait peut-être faire rentrer provisoirement aussi dans cette même catégorie des kystes doubles ou zygocystes, les curieuses capsules flottantes attribuées par ZACCHARIAS (**1894**, p. 118) à l'Acinétien planktonique découvert et décrit par lui : *Staurophrya elegans*. L'enveloppe interne, ou endocyste, paraît être fort mince et sphérique, appliquée sans doute étroitement au corps protoplasmique ; de sorte que sa présence a pu ne pas être remarquée (l'auteur ne la signale point) ; l'enveloppe externe qui, par ses caractères (plissements longitudinaux très fins orientés selon l'axe) correspond à l'ectocyste d'un kyste de *Podophrya*, se présente comme formée de deux cônes opposés, unis par leurs bases dilatées, comme seraient deux chapeaux de clown placés bord contre bord. L'un des cônes peut manquer. Ces deux pièces distinctes, isolables, ne seraient-elles point l'indice d'un acte sexuel (ou tout au moins copulatoire) à l'origine du kyste ? Malheureusement la formation n'a pas été suivie ; les kystes sont d'une manière probable ceux de *Staurophrya*, car ils apparurent, deux années successives, dans le plankton du lac de Plön, en même temps que les Acinètes, et d'autre part VOIGT (**1902**), dans un grand nombre d'autres lacs, a toujours retrouvé les kystes quand l'Acinétien disparaît.

§ II. — Structure de la paroi kystique

Toutes les fois que la paroi possède une certaine épaisseur, comme c'est le cas en général pour les kystes gélatineux, un examen attentif *in vivo* ou sur coupes y fait aisément découvrir une structure stratifiée, avec couches concentriques d'inégale épaisseur et de densité croissante de l'extérieur vers l'intérieur. Van Beneden (in FRAIPONT **1877-78**) l'avait déjà constaté pour les kystes d'*Ephelota* (sans doute *E. gemmipara*). Je l'ai revu moi-même chez cette dernière espèce (fig. LXXIV *b*, p. 272) et chez diverses *Discophrya* (*D. elongata*, *D. cybistri* etc.) ainsi que chez *Podophrya Maupasii* (fig. LXVIII, p. 245).

Observée *in vivo*, la gelée de la paroi du kyste est toujours homogène, ce qui n'est peut-être qu'un effet de sa très grande transparence. Examinée sur coupes et à de forts grossissements, après une coloration énergique (par exemple par la méthode de Mallory qui la teinte en bleu intense), elle montre une fine structure spongieuse-alvéolaire, comme

la gelée du limbe chez *Paracinata limbata*. Je ne saurais dire ici non plus si cet aspect est primitif, je l'ai constaté en tous cas, d'une manière extrêmement nette chez *Discophrya elongata* (fig. LXIX *d*, p. 249) et chez diverses autres espèces appartenant à ce même genre. Rappelons d'autre part que Bütschli (**1892**, **1896**, **1898**) a signalé cette même constitution pour presque toutes les gélatines.

Dans les kystes membraneux, la paroi est mince et dure, et à part les quelques cas où des saillies superficielles ont été indiquées (cf. p. 243 et 246), on n'y décèle aucune structure.

§ III. — Évolution ultérieure et rupture des kystes

La destinée des kystes, après leur formation, a été jusqu'ici peu suivie, et à part les données que nous devons à Carter sur *Podophrya libera* (phénomène anormal déjà cité plus haut, p. 245), on ignore totalement sous quelle forme l'Acinétien s'échappe pour reprendre sa vie libre.

Les revêtements gélatineux examinés en premier lieu et qui se forment sur l'Infusoire non détaché de son pédoncule, ne peuvent évidemment servir qu'à la protection temporaire dans le milieu même où l'être a vécu, et leur rôle est à peu près nul comme moyen de dispersion. Il en est tout autrement des kystes libres et sphériques, ceux du type membraneux (deuxième catégorie) qui peuvent être aisément emportés, chariés par le vent, les poussières ou les courants, comme les kystes de Ciliés.

A cela s'ajoute une différence fondamentale dans les transformations concomitantes à la sortie du kyste : dans les kystes membraneux, tout l'organisme est à refaire au point de vue morphologique et de ses caractères de structure il ne subsiste rien que des « potentialités spécifiques », tout aussi mystérieuses que celles qui déterminent le développement d'un œuf suivant telle voie bien définie, chez un Métazoaire. Au contraire, les revêtements muqueux n'ont qu'à se résorber ou bien à disparaître de quelque autre façon que ce soit, pour que l'être se retrouve absolument tel qu'avant, par la simple extension de ses tentacules rétractés.

Ces données générales, concevables *a priori*, se trouvent du reste vérifiées par les quelques observations que j'ai pu faire sur les conditions qui provoquent la déhiscence du kyste et sur le mode de déhiscence. J'ai dit plus haut déjà avec quelle facilité *Ephelota gemmipara* s'enkyste à la suite d'un séjour de vingt-quatre à quarante-huit heures en milieu

confiné. Or, il suffit de replacer dans le milieu normal, c'est-à-dire en eau courante d'aquarium, ou mieux encore à l'endroit même où la récolte a été faite (la chose est fort aisée dans les canaux et bassins des ports) les rameaux d'algues ou d'Hydraires recouverts par les kystes, pour qu'en dix ou douze heures tous les kystes aient disparu sans laisser aucune trace.

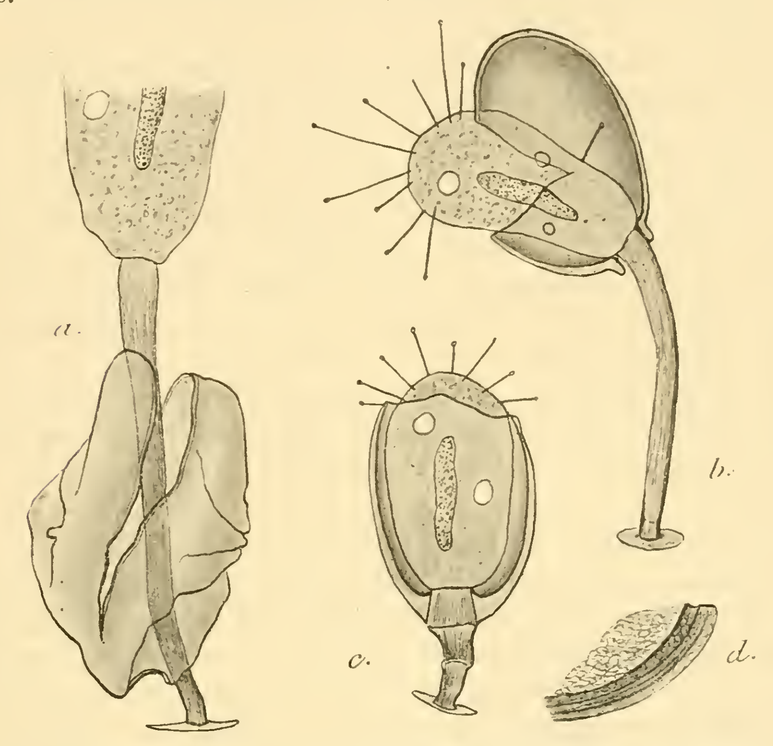


FIG. LXIX. *Discophrya elongata* (CL. et L.), × 600 ; *a*, exemplaire sortant du kyste, l'enveloppe kystique ayant glissé de long du pédicule ; *b*, autre exemplaire, même stade, sortant par une fente latérale ; *c*, kyste rompu par détachement d'une calotte irrégulière ; *d*, paroi d'un kyste, très grossie (× 1800), laissant voir une structure spumeuse.

J'ai pu suivre d'autre part en détail toutes les étapes de la sortie du kyste chez *Discophrya elongata*, grâce à des exemplaires nombreux obtenus en culture et enkystés par affamement. Le premier indice perceptible est un gonflement progressif du corps dont la paroi pelliculaire vient s'appliquer très étroitement contre la face interne du kyste. L'augmentation de turgescence ainsi réalisée, sans doute par absorption d'eau à travers la membrane dont les propriétés osmotiques ont changé, a pour résultat immédiat de faire éclater celle-ci. La rupture du kyste a lieu en un point absolument quelconque et sans direction définie, preuve qu'il

n'existe pas de zone de moindre résistance établie par avance ; tantôt c'est une fente verticale s'étendant de haut en bas sur la longueur presque entière de l'enveloppe (fig. LXIX *a*, p. 249), tantôt une fente latérale par laquelle le corps fait hernie, poussant le kyste par côté (fig. LXIX *b*), ou encore une fissure circulaire transverse, soulevant une calotte apicale (fig. LXIX *c*), qui se détache et disparaît, comme dans un œuf d'Insecte.

Quel que soit le mode de rupture, le kyste n'étant plus maintenu par en haut, se desserre également à l'endroit du collier basilaire et glisse ensuite le long du style, comme un vêtement trop large (fig. LXIX *a*). Il semble persister longtemps en cette situation, peut-être même pendant toute la durée de la vie de l'individu, au moins tant que n'intervient aucun heurt accidentel. C'est ainsi que j'ai figuré (Collin **1911**, fig. XVIII *a*, p. 459 et fig. XX *b*, p. 461) chez des *Discophrya elongata* hypertrophiques âgées d'environ trois semaines ou un mois, la persistance de kystes qui dataient d'une période d'affamement subie par l'Infusoire presque au début de son existence. Ces kystes permettaient dans ce cas d'estimer de la façon la plus exacte l'accroissement de volume réalisé par le corps protoplasmique depuis l'époque de la rupture.

Quant à l'évolution des kystes membraneux, à forme définie et à contenu sphérique, elle serait certainement de beaucoup la plus intéressante et celle qu'il importerait de rechercher et de suivre chez le plus grand nombre de formes possible. Je n'y ai réussi jusqu'à présent que pour un cas : celui de *Podophrya fixa* et j'ai fait connaître déjà dans une note préliminaire (**1909** *d*), tout l'essentiel du phénomène : c'est qu'il y a division du contenu du kyste en deux, puis en quatre, précédant la sortie. Un kyste de conservation se trouve donc, en même temps, fonctionner ici comme kyste reproducteur. Aucun autre exemple du fait n'est connu chez les Acinètes, mais je ne doute pas que des recherches poursuivies sur d'autres formes n'amèneraient la mise à jour de phénomènes très comparables.

Comme dans le cas précédent (celui de *D. elongata*), il m'a semblé remarquer que la déhiscence des kystes s'obtient plus régulièrement et d'une façon plus assurée, avec l'eau d'une culture en pleine prospérité, très chargée d'Infusoires, qu'avec de l'eau à peu près pure, comme l'eau de pluie par exemple. Je serais ainsi tenté d'attribuer quelque influence déterminante à l'ensemble des produits dissous excrétés par les Infusoires

ou par les Bactéries dont ils font leur nourriture ; ces produits agiraient peut-être comme une sensibilisatrice vis-à-vis de diastases d'ores et déjà renfermées sous la paroi du kyste au moment de sa formation. Une lésion mécanique peut hâter le phénomène : j'observais un jour un kyste à contenu déjà divisé en quatre rejetons immobiles et sphériques, sans cils, ni tentacules. Une rupture s'étant produite vers le sommet du kyste, à la suite d'une pression légère sur la lamelle couvre-objet, l'une des jeunes *Podophrya* fit hernie au dehors sans toutefois parvenir à se libérer complètement. Une partie de son cytoplasme demeura engagée et étranglée dans la fente du kyste, tandis que sur la portion libre se montraient quelques tentacules chétifs. Il était environ quatre heures du soir. Bien que la fente se trouvât ainsi assez passablement obturée par le corps du rejeton captif, un peu d'eau fraîche du dehors dut pénétrer cependant et s'infiltrer lentement à l'intérieur du kyste. C'est à son action probable que je crois devoir attribuer les changements d'état qui vont suivre.

Vers 4 h. ½, un des individus sphériques de l'intérieur du kyste se mit à développer également ses suçoirs, mais cette fois nombreux et fournis malgré leurs courtes dimensions. En même temps, les deux autres subissaient la transformation dite de « l'état mobile », c'est-à-dire en réalité (voir plus haut, p. 189) le *passage total à l'état d'embryon* : ils se mirent dès lors à tourner vivement dans le kyste, se frottant l'un contre l'autre, entraînant même parfois dans leur rotation continue l'animalcule immobile tentaculé qui s'accrochait par ses suçoirs à la paroi du kyste. Le mouvement dura jusqu'à six heures (soit 1 h. ½ environ) pour l'un des embryons, et pour l'autre jusqu'à 6 h. ½ (exactement 2 heures), puis cessa tout à fait. Comme le premier individu émis, déjà quelque peu nécrosé par suite de la pression, menaçait d'obstruer indéfiniment l'orifice de sortie, et vouait par là même ses trois frères à une mort certaine, faute d'issue et d'aliment, le kyste fut fixé et monté en préparation, comme particulièrement démonstratif (voir fig. 13, pl. I).

Je ne sais si la division simple ou répétée, puis la sortie à l'état d'embryon, constitue ou non pour le contenu des kystes une *évolution nécessaire*. Toujours est-il que dans mes cultures beaucoup de kystes qui n'avaient point subi la division sont morts au bout de quelque temps sans avoir évolué, et je n'ai d'autre part jamais assisté à la sortie de l'animal dans un kyste indivis.

DEUXIÈME PARTIE

Physiologie

CHAPITRE VII

NUTRITION

§ I. — Choix de la proie et sa capture

Comme on sait, les Infusoires Ciliés constituent la nourriture de beaucoup dominante et même presque exclusive des Tentaculifères. Les espèces qui sont connues pour avoir un mode de nutrition plus ou moins aberrant, telles que les *Ophryodendron* parasites des Hydraires (voir plus loin, p. 259), ou qui se nourrissent surtout d'Amibes et de Flagellés, comme *Dendrocometes* et *Stylocometes* (Plate **1886-1888**) ou *Periacineta Buckei* (Nutting **1888**), capturent parfois aussi des Infusoires ciliés (voir Martin **1909** *c*, p. 465, Sand **1901**, p. 336, Plate **1888**, p. 149 et ici même, fig. xcii *c* p. 354).

Presque tous les auteurs s'accordent pour attribuer à la « *consistance visqueuse* » de l'extrémité du suçoir le phénomène de la capture (voir Bütschli **1889**, p. 1864 ; Sand **1901**, p. 61 et Filipjev **1910**, p. 126). Or l'expérience montre aisément qu'il ne suffit pas d'un contact quelconque pour provoquer une adhésion. Car la « viscosité » du tentacule n'est pas, comme celle d'un corps inerte, une propriété permanente : elle apparaît comme *réaction* à une excitation donnée, de nature assez précise. Si nous posons délicatement, à la face libre d'une culture contenant des Acinètes, une lamelle couvre-objet, la plupart des suçoirs venus au contact du verre y font prise instantanée et l'on peut retirer la lamelle, l'immerger dans un fixateur, sans que la ventouse se détache ; les suçoirs demeurent tendus. J'ai réussi par ce moyen de très nombreuses préparations de *Tokophrya infusionum* et aussi de la race flottante de *Discophrya elongata* (forme culturale brévistyle, à très large plaque basale : voir Collin **1911**). Mais avec d'autres espèces, telles que *Podophrya fixa*, cette méthode ne m'a donné que des échecs constants. C'est là une différence de « sensibilité » et non de viscosité.

Il en est de même aussi vis-à-vis des Infusoires, ou de tout autre organisme susceptible d'être une proie. Les nombreuses expériences que j'ai faites à cet égard m'ont donné des résultats parfaitement concordants avec les faits classiques de « *choix* » notés par ENGELMANN (1876), MAUPAS (1876 et 1881), DANGEARD (1890) et SAND (1901). Rien de plus commode que d'isoler, par la méthode des cultures pures, un ou plusieurs Acinétiens au milieu d'Infusoires d'une espèce déterminée. Si l'espèce leur convient, les captures ont lieu coup sur coup, par tous les suçoirs disponibles, et cela sans qu'une limite quelconque de satiété m'ait paru pouvoir être atteinte ; on constate simplement, quand les proies sont très nombreuses, qu'elles ne sont plus suçées à fond, mais abandonnées à mesure avant d'être épuisées, comme si l'activité se concentrait surtout sur les captures nouvelles. Si, au contraire, l'espèce ne convient point, pas une seule capture ne s'opère et les Suceurs montrent bientôt tous les signes caractéristiques de l'affamement complet, tout à fait comme dans une eau dépourvue d'Infusoires. Ils dépérissent progressivement et meurent d'inanition au bout d'un temps plus ou moins long, s'ils ne parviennent à s'enkyster (1).

C'est ainsi que *Podophrya fixa* refuse d'une manière absolue, à la fois les *Paramécies*, les *Colpidium*, *Cyclidium* et *Glaucoma*, ainsi que les *Stentor* (*S. polymorphus* de même que *S. cæruleus*) et accepte au contraire avec avidité la plupart des Hypotriches, surtout les *Stylonychia histrio*, *pustulata* et *mytilus*. Ce dernier Infusoire qui est de très grande taille, relativement aux dimensions de la *Podophrya*, lui échappe fort souvent à cause de ses mouvements très brusques, *bien que la prise ait lieu à chacun des contacts*, par plusieurs suçoirs à la fois. En tournant sur lui-même avec rapidité, dès que les suçoirs l'ont saisi, il emmêle ces derniers et les tord l'un sur l'autre en spirale serrée, comme les brins d'une corde, et c'est ainsi qu'il se libère. Il arrive cependant, çà et là, qu'il succombe, comme l'a déjà observé STEIN (1867, p. 53).

Discophrya elongata qui s'élève très facilement, soit avec des *Paramécies*, *Colpidium* ou *Glaucoma* d'espèces diverses, soit avec des *Stentor* (voir MARTIN 1909 *a*) n'accepte pas les Hypotriches et en particulier *Urostyla grandis*. Deux exemplaires de cette espèce s'étant par mégarde introduits dans une de mes cultures de l'Acinétien susnommé, s'y sont

(1) Des faits de ce genre ont été signalés chez les Héliozoaires par PÉNARD (1889) et DISTASO (1908) et aussi chez certains Ciliés, tels que l'*Actinobolus radians* Stein, par CALKINS (1910). Ce dernier Infusoire paraît se nourrir exclusivement d'*Halteria grandinella* (O. F. M.) qu'il capture au moyen de ses très nombreux tentacules terminés par un trichocyste.

en quelques jours multipliés si bien qu'ils absorbaient à eux seuls la presque totalité des Paramécies et des *Colpidium* que je distribuais comme nourriture, à l'intention des Acinètes. Ayant cessé dès lors toute alimentation, je vis les *Urostyla* s'enkyster sans qu'un seul eût subi la moindre tentative de capture de la part des Suceurs affamés (1). Un nettoyage des plus attentifs me permit d'enlever les kystes et d'en libérer la culture.

Je pourrais répéter, pour un grand nombre d'autres formes, des observations similaires ; mais, parmi les « *immunités* » dont certains Infusoires jouissent vis-à-vis des Acinètes, il en est une très remarquable et sur laquelle je crois utile d'insister davantage : c'est celle des embryons vis-à-vis des adultes, dans les limites d'une même espèce. En effet, lorsqu'on affame une culture en verre de montre, on voit les embryons, bien plus nombreux alors qu'ils ne le sont même en temps normal (FILIPJEV **1910**, COLLIN **1911**), parcourir le liquide en tous sens, heurtant les tentacules, sans courir le moindre risque. STOKES dit, il est vrai (**1885** *b*) au sujet de sa « *Podophrya* » (*Hallezia ?*) *brachypoda*, que souvent les embryons « sont capturés comme proie et dévorés par les adultes », ce qui me semble être un cas tout à fait exceptionnel et propre à cette espèce. Chez la plupart des Acinètes, en dehors même des formes dont j'ai pu suivre des cultures et dont les habitudes me sont par là bien mieux connues, il arrive que l'embryon dans les premiers instants où il est libéré, ne se déplace que fort lentement, comme encore mal préparé à la vie indépendante. Or, dans ces conditions, il serait une proie facile, soit pour le parent lui-même (si cette sorte d' « *homœophagie* », ou « *pædophagie* », était un tactisme possible), soit pour les exemplaires voisins, surtout s'il est émis (voir en particulier les embryons multiples d'*Ephelota gemmipara*) au sein d'un peuplement très dense.

Mais l'immunité n'est pas d'une espèce à une autre, même quand il s'agit de formes reliées entre elles par des rapports étroits d'adaptation parasitaire ou de commensalisme. J'en citerai plus loin (p. 362) un exemple typique.

De par leur nature même d'êtres sédentaires et fixés dans la très grande majorité des cas, les Acinètes sont d'ordinaire des chasseurs purement *passifs*, attendant la proie au passage. Seules, quelques formes

(1) Cet Hypotriche de grande taille, quand on l'élève en culture pure, exhale une très forte odeur de *moisi* due sans doute aux produits qu'il excrète et qui, peut-être, seraient cause de la répulsion qu'il inspire à l'appétit des Acinètes.

mobiles, se hâlant sur leurs tentacules, peuvent être comparées aux Infusoires voraces à prédation *active ;* c'est ainsi qu'une espèce indéterminée (sans doute une *Sphærophrya,* d'après les figures de l'auteur) est signalée par ENTZ (**1901** *a*) comme pouvant envahir la coque des Cothurnies et en extraire à l'aide de ses suçoirs, le légitime propriétaire. A citer également toutes les formes ecto ou endoparasites qui recherchent leur « hôte » c'est-à-dire en somme leur *proie*, pendant leur phase larvaire mobile (chap. IX, p. 302 à 305) ; et surtout les *Hypocoma,* chez qui cette phase de vie mobile dure pendant l'existence entière.

Ailleurs, l'Acinétien, bien que fixé, possède de longs tentacules flexueux, explorant l'espace en tous sens et constituant ainsi des organes *actifs* de capture ; mais ce sont là des exceptions plutôt rares. L'attitude typique des suçoirs est celle de baguettes rigides, d'ordinaire presque immobiles pendant les périodes d'attente et n'entrant en mouvement que lorsque la capture a lieu. C'est pourquoi BUCK s'imaginait, à tort assurément (**1875**), que ces animalcules ne reçoivent leur nourriture que du fait du courant, dans un aquarium par exemple, et « *mourraient de faim dans une eau calme* où les Ciliés peuvent éviter les extrémités des suçoirs ».

La seule partie capable de capture effective, dans tous les « *suçoirs* » vrais, est le bouton qui les termine, ou plus exactement la *ventouse* (chap. II, p. 36) ; tandis que les « filaments ravisseurs » des EPHELOTIDAE, ou *pseudo-tentacules,* se montrent en général capables d'adhésion sur leur surface entière grâce à un mécanisme indiqué antérieurement (chap. II, p. 53). Ceci me porte à croire que l'adhésivité du suçoir n'est due en aucune façon à une « viscosité », même temporaire, de son sommet, et qu'elle résulte simplement du *début de succion* provoqué par le contact (1).

MAUPAS (**1881**), KEPPEN (**1888**) et FILIPJEV (**1910**), contrairement à la conception que je soutiens moi-même ici, admettent l'existence, au sommet du tentacule, d'une « sphère de protoplasme nu » (*nackte Plasmakugel,* dit le dernier auteur, p. 122) ; MAUPAS aurait même vu cette substance étirée en de fins filaments ou franges, qui se rétractent ensuite à la façon de pseudopodes, quand un Cilié, tout d'abord capturé, parvient à s'échapper (2). J'ai répété souvent la même observation, chez les

(1) Nous verrons dans la suite (p. 261) quelques exemples de succion *antérieure au contact.*

(2) Cf. également, sur ce point, PROWAZEK (**1900**, fig. 5 *d*), pour la forme *Fraiponti-brevipes* d'*Acineta tuberosa.*

espèces les plus diverses ; mais je l'interpréterai d'une manière fort différente : la substance qui garnit alors la ventouse et se rétracte en effet par l'orifice du canal, dès que la prise a cessé, *n'appartient pas à l'Acinète, mais bien à sa victime :* elle représente une partie du sarcode superficiel durci (pellicule tégumentaire) qui, après s'être liquéfiée par pression au contact de la ventouse, demeure adhérente à cette dernière quand l'Infusoire s'enfuit.

Quant à l'action paralysante ou « *toxique* » qui serait exercée par les suçoirs, au moment même de la capture, sur le corps de la proie (ainsi qu'il est admis par la majorité des auteurs depuis Stein et Maupas), elle me semble pour le moment, tout à fait problématique ; Hickson et Wadsworth (**1909**, p. 150) croient l'avoir observée chez *Dendrocometes*, mais n'en ont pas trouvé trace chez *Dendrosoma radians*. Elle ne se conçoit bien, du reste, que comme une conséquence du « courant centrifuge » hypothétique, allant de l'Acinète au corps de sa victime (Maupas **1881**) et nous verrons bientôt (p. 263) que ce courant n'existe point dans la réalité.

La mort de l'Infusoire saisi peut survenir au bout d'un temps extrêmement variable (depuis quelques minutes, jusqu'à une heure et plus) après le début de la succion ; c'est cette dernière qui paraît être la seule cause efficiente pendant tout le phénomène ; et, plus elle est active, plus le drame s'achève vite. Dès le début, la soustraction d'une certaine quantité de substance au corps de la victime (lequel est toujours entouré d'un tégument différencié, dans le cas d'un Infusoire cilié) provoque nécessairement un appel immédiat du liquide ambiant pour combler le déficit ; comme l'osmose est plus ou moins rapide selon les formes considérées, on s'explique pourquoi, selon les cas, tantôt la proie se gonfle et tantôt elle s'affaisse. Quoi qu'il en soit, la pénétration d'eau a pour effet de *coaguler* peu à peu toute la substance vivante, à mesure que s'étend son action, et l'on comprend qu'elle paralyse en première ligne les organes locomoteurs, ainsi atteints *par l'intérieur.* Le phénomène produit est très exactement comparable à celui qui a lieu dans la diffluence par pression (avec rupture du tégument), dans les différents cas si bien étudiés par Kölsch (**1902**).

§ II. — Divers modes d'indigestion

La nutrition des Tentaculifères peut s'opérer, selon les formes, suivant trois modes bien différents : par *succion*, par *déglutition* et enfin par *osmose;*

les deux premiers modes sont propres aux genres et aux espèces pourvus de tentacules, le troisième existant d'une manière exclusive dans les cas de parasitisme, quand les suçoirs sont régressés.

A. Succion.

Comme le nom même l'indique, la *succion* consiste dans un acte d'aspiration portant sur le contenu liquide seul, le corps même de la proie dans ses parties solides (tégument et enclaves grossières) n'étant pas absorbé. Ce mode est de beaucoup le plus répandu parmi les Acinètes, qui lui doivent comme on sait, la désignation de « Suceurs » (*Suctoria*) souvent donnée au groupe entier. On ne trouve pas, d'ailleurs, à ce qu'il semble, d'autre exemple du fait dans les diverses familles de Protistes, sinon peut-être chez certains *Bodonidae* (Flagellés) comme *Bodo caudatus* Dujardin, dont il sera question plus loin (chap. X, p. 308) et aussi si l'on en croit Maupas (1881, p. 365), chez une petite espèce marine du groupe des Péridiniens qui vivrait en parasite sur des Infusoires ciliés et posséderait même « un suçoir ». Peut-être s'agirait-il de quelque *Gymnodinium*, avec stades ectoparasites et pourvus d'un rostre pointu, à la façon des *Oxyrrhis ?*

B. Déglutition.

Par le terme de *déglutition*, on désigne au contraire une absorption totale du corps alimentaire, qui se trouve ainsi pénétrer dan son intégrité à l'intérieur du cytoplasme. Ce procédé ne s'applique que fort rarement aux Infusoires ciliés, leur volume étant d'ordinaire beaucoup trop considérable. Claparède et Lachmann (*Etudes* III, p. 128) en ont pourtant décrit un exemple typique, à savoir l'absorption de la moitié d'un Tintinnide par l'un des larges tentacules de *Thaumatophrya trold*. Tant que la structure sûrement aberrante des suçoirs de cette très remarquable forme ne nous sera pas mieux connue, il est inutile de songer à pouvoir interpréter le détail du phénomène.

Il en est tout autrement d'un deuxième fait du même genre que Dangeard (1890) déclare avoir observé chez un petit Acinétien d'eau douce qu'il considère comme inédit et qu'il appelle : « *Trichophrya angulata* ». Un Cilié de genre *Colpoda* aurait été saisi, puis amené au contact du corps, par rétraction des tentacules, et absorbé directement. Sand

(1901, p. 329) juge un tel mode de nutrition tout à fait suffisant pour exclure du groupe des Tentaculifères l'animal qui le possède ; c'est là, à mon avis, un moyen trop radical, car où donc mettrait-on, dans le système des Protistes, « *Trichophrya angulata* », si l'on en voulait faire autre chose qu'un Suceur ? Cette forme me paraît même si peu caractérisée par sa morphologie que j'estime qu'il faut y voir (Collin, 1911, p. 426) une simple variété astyle d'un Acinétien bien connu : *Tokophrya infusionum.*

Quant au mode d'ingestion prétendu, je le tiens pour inadmissible, étant donné d'une part que les tentacules fort grêles qui caractérisent cette espèce ne sauraient certainement jamais, si élargis qu'on les suppose, absorber un Infusoire entier, comme ceux de *Thaumatophrya*, et d'autre part que l'ingestion directe à travers le tégument, telle que l'indique Dangeard, est encore plus incroyable. L'unique solution rationnelle consiste, je crois, à supposer que l'observation *peut avoir eu lieu dans des conditions mauvaises*, par exemple en vue oblique, le corps de l'Infusoire cilié étant en partie masqué par celui du Suceur, au moment même du rapprochement ; l'illusion qui suit est alors très facile à comprendre, si le corps de la proie diminue, puis soudain s'évanouit, par l'effet d'une succion rapide, suivie de diffluence. De tels cas sont très fréquents et déjà signalés du reste par un certain nombre d'auteurs (voir Bütschli 1889, p. 1866).

Par contre, l'ingestion *in toto*, par le canal des tentacules, de granules chlorophylliens et surtout de zoospores d'Algues (en particulier d'*Ulva*) a été suivie plusieurs fois chez *Acineta tuberosa*, *A. papillifera*, *Ephelota gemmipara* (Wright, 1859 ; Entz, 1879 ; Keppen, 1888). La même conclusion s'impose pour *Acineta tripharetrata*, chez lequel G. Entz (1902) a rencontré souvent, inclus dans le cytoplasme et en nombre très variable, des corps nucléés ovoïdes pourvus d'un chromatophore. L'auteur les assimile avec les *Colacium* qui vivent fixés en colonies nombreuses, précisément sur les Daphnies qui portaient les Acinètes. J'ai trouvé moi aussi (fig. lxx, p. 259) à l'intérieur du cytoplasme d'une *Tokophrya cyclopum* récoltée sur un *Cyclops* couvert de *Colacium vesiculosum* Ehrenberg, au moins trois de ces Eugléniens encore très reconnaissables. D'autres enclaves volumineuses (fig. lxx, *à gauche* et *en haut*) représentaient sans doute d'autres proies similaires, à un stade de digestion beaucoup plus avancé. Il s'agit donc bien certainement (l'état des chromatophores est typique sur ce point) d'enclaves *alimen-*

taires et non pas de « zoochlorelles » vivant en symbiose, comme l'admet G. Entz pour *A. tripharetrata* (1).

Zacharias (1893) indique également la présence d'une Diatomée (*Cymbella* sp.) à l'intérieur du corps de l'Acinétien planktonique : *Staurophrya elegans*. Quant aux « grains verts » trouvés par Stein (1854) dans les *Stylocometes* qui vivent fixés sur la gelée des colonies d'*Ophrydium* et, dit-on, se nourrissent de ces Vorticellides, leur valeur est problématique ; peut-être s'agit-il en effet de zoochlorelles semblables à celles de l'hôte, ou bien de grains d'excrétion pigmentaires tels que ceux trouvés par Plate (1888) en observant le même Acinète sur la branchie des *Asellus*. Une étude plus détaillée permettra seule de motiver une conclusion définitive.

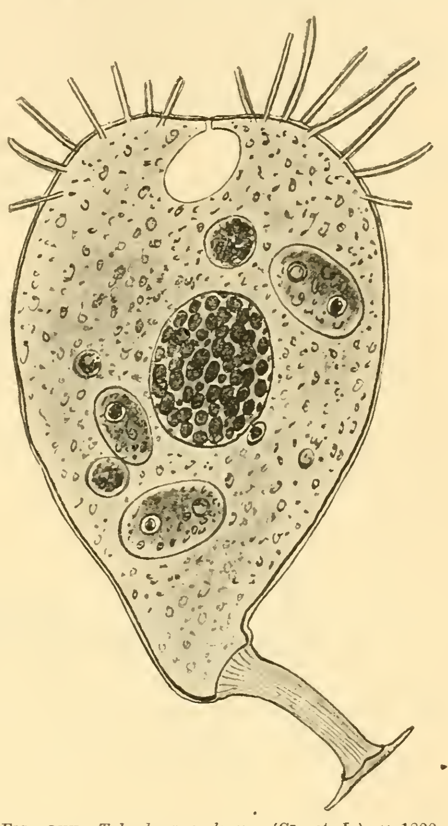


Fig. lxx. *Tokophrya cyclopum* (Cl. et L.), × 1800. Exemplaire ayant ingéré cinq Phytoflagellés (*Colacium* sp.) encore reconnaissables au sein du cytoplasme. Carmin acétique-glycérine.

Pour deux espèces du genre *Ophryodendron*, Martin (1909 *c*) a démontré, par l'observation directe *in vivo*, l'existence d'un mode de nutrition très spécial, aux dépens des Hydraires sur lesquels vivent ces Acinètes. L'infusoire étend sa trompe et se fixe par ses suçoirs aux cellules ectodermiques (nématoblastes) des tentacules de l'hôte. Puis, se rétractant vivement, il arrache ces cellules qu'il ingère ensuite en entier. Ceci explique la présence dans le cytoplasme à la fois de « grains de tinctine » (les noyaux des cellules) et de nombreux nématocystes (« corpuscules naviculaires » ou « pseudo-trichocystes » des plus anciens auteurs). Les individus vermiformes absorbent de même les cellules entières de l'hôte

(1) Le « *stade de division* » signalé par l'auteur à l'intérieur de l'Acinète, comme preuve pour sa théorie (1902, Pl. V, fig. 9) n'en est certainement pas un. Les *Colacium* se multipliant soit par division libre longitudinale (d'où formation des colonies), soit par division en 2 ou 4 sous la membrane de la cellule mère (formation des « zoospores ») il n'y a, dans aucun cas, *étranglement transverse*, comme celui qu'a cru voir Entz.

en y appliquant la très puissante ventouse de leur pôle apical (1).

Trichophrya cordiformis qui vit toujours fixée dans l'angle de la *furca*, chez *Cyclops phaleratus*, se nourrirait peut-être des matières fécales de son hôte, introduisant à l'orifice rectal de celui-ci ses tentacules légèrement courbés et dilatés en ventouse à leur extrémité ; c'est du moins l'hypothèse émise par SCHEWIAKOFF (1893). SAND (1901, p. 161), sans avoir à nouveau étudié cet Acinète, suppose qu'il se nourrirait plutôt « des Infusoires du

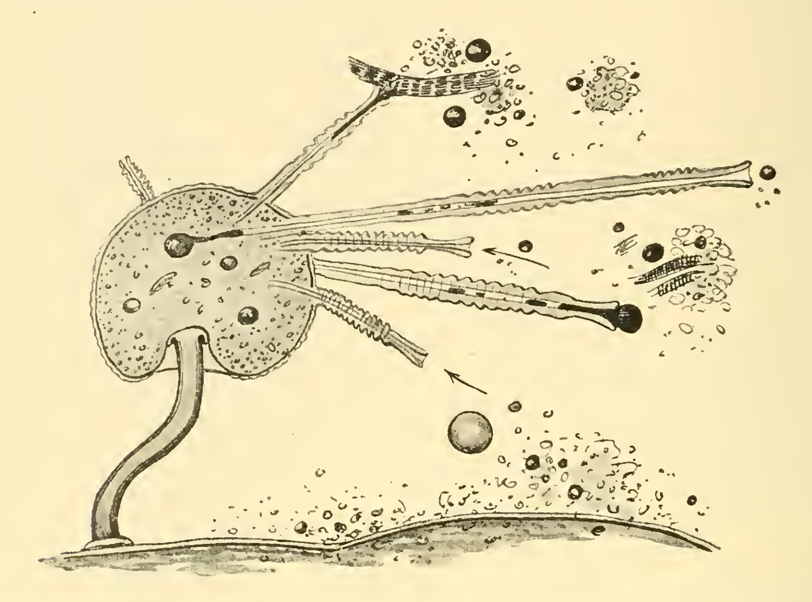


FIG. LXXI. *Choanophrya infundibulifera* HARTOG. (× 600) *viv*. Jeune individu absorbant par ses larges suçoirs les éléments dissociés d'un *Cyclops* (gouttes d'huile, débris protoplasmiques, fibres striées, etc.). Courants d'aspiration indiqués par des flèches.

rectum des *Cyclops* » (j'ignore, pour ma part, quels ils sont), ou « plus vraisemblablement encore, que les matières fécales expulsées par le *Cyclops* attireraient des Infusoires dont *Trichophrya* fait sa proie ». Je crois qu'il suffira d'observer un instant des *Cyclops*, aussi bien dans l'eau des mares que dans un cristallisoir où on les tient captifs, pour rejeter d'emblée cette opinion si « vraisemblable », car les *Cyclops* ne

(1) L'origine externe possible des « pseudo-trichocystes » avait déjà été soupçonnée, mais sans preuves d'observation, par S. KENT (1880-82), puis par SAND (1901, p. 35). Ce dernier auteur ne désigne les *trichocystes* que par le terme un peu vague de « granulations de l'ectosorc des Hydraircs », de sorte que l'on sait à peine si c'est bien d'eux qu'il veut parler. D'autre part, il admet un mode de transmission tout à fait indirect, qui peut-être existe aussi à côté du mode direct observé par MARTIN : des Infusoires ciliés absorberaient les capsules urticantes après la mort de l'Hydraire hôte et seraient ensuite sucés par l'*Ophryodendron*. Il cite les *Cothurnia ;* MARTIN (p. 648) déclare de son côté avoir trouvé les nématocystes de la vulgaire Hydre d'eau douce chez *Kerona pediculus* et ceux de l'Hydraire *Eudendrium* chez un Infusoire marin du g. *Holostoma*.

séjournent jamais longtemps sur place, même pour accomplir l'expulsion de leurs résidus digestifs.

Il nous reste, pour terminer cette énumération sommaire de tous les phénomènes d'ingestion *in toto* jusqu'ici reconnus, à parler d'un autre Tentaculifère également commensal de divers Cyclopides d'eau douce : *Choanophrya infundibulifera* Hartog. Cette remarquable forme qui vit exclusivement fixée sur les pièces buccales de son hôte, ou encore sur le thorax lui-même, au proche voisinage de la bouche, est capable d'absorber des particules volumineuses, grâce au diamètre inusité de ses très larges tentacules, dilatables en entonnoir. On ignore encore quel est son mode d'alimentation normal. Le seul auteur qui s'en soit occupé, HARTOG (1881 et 1902), estime qu'elle se nourrit probablement des reliefs du Cyclope, quand celui-ci « dissèque sa proie ». Or, cette dernière consiste, d'après mes observations, en débris organiques variés, animaux ou végétaux, en Rotifères, en Infusoires, etc. En tous cas, il est certain (et je l'ai constaté comme HARTOG) que quand on écrase et démembre un Cyclope, pour isoler l'Acinétien, celui-ci absorbe indistinctement avec une grande avidité et *attire à distance* toutes les substances qui s'échappent des tissus de son hôte. Tantôt, ce sont des gouttes d'huile jaune ou rouge du tissu adipeux périintestinal, qui restent longtemps visibles à l'intérieur de l'Acinète grâce à leur vive couleur (fig. LXXI, p. 260 et fig. LI *b*, p. 184) ; tantôt des fibres musculaires striées, que l'on retrouve ensuite aux divers stades de digestion et qui se colorent fort bien sur coupes, tant que les disques sont conservés (fig. 10, pl. I) ; voire même des grains de carmin, si l'on en sème au voisinage. Ces derniers, employés seuls, *n'excitent généralement pas l'Acinète* et ne provoquent aucune succion (1).

C. OSMOSE.

Le troisième mode de nutrition (nutrition par *osmose*) est caractéristique, comme je l'ai dit plus haut, des formes parasites privées de tentacules. L'absorption s'opère d'une manière uniforme, par la surface entière du corps, qui est toujours régulièrement sphérique, chez les trois genres : *Sphærophrya*, *Endosphæra* et *Tachyblaston*. Elle a lieu au contraire en un point défini, chez les diverses espèces du genre *Pseudogemma* qui n'adhèrent à leur hôte que par le pôle basal, à la façon des Flagellés

(1) La fig. 74, pl. IV, montre en plusieurs endroits des fibrilles musculaires ingérées, saisies à l'intérieur même du canal des suçoirs.

fixés et de la plupart des Grégarines (voir plus loin, p. 304). Les conditions physiologiques se trouvent exactement les mêmes, au sein de la cellule hôte, pour les trois premiers genres cités, que pour une Coccidie par exemple, ou encore une Chytridinée.

Metchnikoff (1892, p. 27) relevait déjà, au sujet des *Sphærophrya* parasites des Paramécies, la situation étrange de ces formes d'Acinètes incluses dans le cytoplasme des Infusoires, et n'étant cependant pas tuées et digérées comme serait une proie. « Il est probable, dit-il, que ces parasites sécrètent quelque substance toxique », capable d'exercer « une influence paralysante sur l'action digestive ». Nous pouvons aujourd'hui reprendre la même pensée, en employant un terme devenu très classique (surtout grâce aux travaux du savant déjà cité) et dire que le cas des Acinètes doit rentrer en même temps qu'un nombre énorme d'autres, dans la vaste catégorie des phénomènes d'*immunité*. Nous devons donc supposer, pour parler d'une façon précise, et d'accord avec les faits actuellement mieux étudiés sur d'autres organismes, que le parasite émet d'une part un *anticorps* pour neutraliser les ferments digestifs de son hôte, et d'autre part, un ferment propre, ou *cytase*, pour digérer l'hôte à son tour. Naturellement, il ne pénètre dans le corps de l'Acinète que des substances dissoutes, directement assimilables, la digestion étant ainsi *tout entière extracellulaire*.

§ III. — Mécanisme de la succion

Les phénomènes de l'ingestion étant ainsi connus dans leurs apparences extérieures, il importe d'en pénétrer le mécanisme intime, au moins pour les deux cas (*succion* et *déglutition*) où il y a transport, du dehors au dedans, d'éléments figurés. Car la nutrition par *osmose* se trouve expliquée d'elle-même, du fait que l'on suppose une certaine perméabilité des couches tégumentaires ; qu'il y ait par ailleurs « succion » ou bien « déglutition », la chose importe peu au point de vue mécanique, car l'un et l'autre phénomènes sont certainement produits par une cause identique.

Les diverses explications proposées jusqu'ici, et dont aucune, je crois, n'est encore à vrai dire pleinement satisfaisante, sont au nombre de quatre : la plus ancienne en date est celle de R. Hertwig, proposée avant tout pour le cas d'*Ephelota* (1876), confirmée depuis par Plate (1886 et 1888) pour *Dendrocometes* et *Stylocometes*, et admise également, d'une manière générale, par Maupas (1881, p. 349) pour tous les Acinètes « à

suçoirs tubulaires » (c'est-à-dire en réalité pour l'ensemble des formes actuellement connues). La deuxième proposée par Maupas lui-même (*ibid.* p. 303) pour un cas particulier (*Sphærophrya magna*), fut ensuite étendue par Sand (**1896** et **1901**, p. 62 à 65) à la totalité du groupe, par suite d'une fausse interprétation de la structure des tentacules. Enfin, deux hypothèses récentes et partant de principes tout à fait différents (qui seront discutés à part) sont celles émises par Eismond (**1890**), puis par Hartog (**1902**).

Pour Hertwig, la succion est causée par des mouvements alternatifs de montée et de descente qu'exécuteraient les tentacules, à la façon du piston qui se meut dans un corps de pompe. Mais la comparaison est purement superficielle et, comme l'a fort bien indiqué Bütschli (1889, p. 1867), « *la simple montée et descente d'un tube à paroi rigide, d'ores et déjà rempli de liquide avant le début du phénomène, ne peut causer aucune succion* » ; d'autre part, on n'observe dans la très grande majorité des cas, aucune trace de ces mouvements et le courant est *continu*. L'explication est donc entièrement à rejeter.

La théorie de Maupas, pour *Sphærophrya magna*, également critiquée par Bütschli (*ibid.*) ne résiste pas davantage à l'examen approfondi. Elle repose tout entière sur cette conception erronée que le tentacule est parcouru par un axe massif de substance cytoplasmique et non point par un canal. La seule chose à retenir est la déviation possible du courant de cyclose, chez l'Infusoire cilié, par suite de la perforation produite dans le tégument, au point de contact de la ventouse ; mais si un trou béant, fait d'un coup d'aiguille par exemple, peut suffire à faire écouler une partie du cytoplasme, à cause de la tension interne du corps de l'Infusoire, il est douteux qu'il en soit de même si l'orifice est en contact, non pas avec le milieu extérieur, mais avec le canal du suçoir. La distension, par le plasma de la proie, du corps de l'Acinète (qui a aussi sa tension propre), ne paraît guère pouvoir résulter d'un *écoulement* pur et simple, sans qu'une autre force entre en jeu pour vaincre la résistance. On ne saurait aucunement comparer ce qui se passe pour les Suceurs avec ce qui a lieu dans le cas des Rhizopodes, où, comme l'a fait remarquer Bütschli (p. 1867), le courant est « dans toute la masse » ou seulement superficiel (Radiolaires, Héliozoaires), jamais dans l'axe exclusivement.

Eismond (**1890**) a prétendu expliquer la succion comme un appel de liquide causé par les contractions rythmiques de la vacuole pulsatile. Sand (**1901**, p. 61-62) s'est attaché tout particulièrement à réfuter cette

théorie et me semble y avoir réussi d'une manière définitive ; je me contenterai de renvoyer au quatre arguments qu'il indique.

Beaucoup plus intéressante est l'idée énoncée par Hartog (**1902**) à la suite de ses observations sur *Choanophrya.* Il se crée chez cette espèce, dans la période de fonctionnement des suçoirs (c'est-à-dire quand l'animal est excité par le voisinage de la proie) un *courant aspirateur* en avant de l'orifice par lequel le tube interne communique avec le dehors. Si l'on suppose que ce courant existe de la même manière et d'une façon intermittente (c'est-à-dire seulement *au contact de la proie*) chez tous les Acinètes, on aura expliqué d'un coup à la fois les phénomènes de succion et ceux de déglutition, sous quelque forme qu'ils se présentent, excepté chez l'aberrante *Thaumatophrya trold.* L'auteur pense que la tendance aspiratrice est seulement l'expression d'un *courant de diffusion* dû à la sécrétion instantanée, par le corps de l'Acinète, « de substances d'une haute puissance osmotique ».

Cette explication se relie d'une manière très étroite aux idées générales sur la *tension superficielle* comme origine possible de mouvements divers (Bütschli, Quincke, Rhumbler, Verworn, etc.), et l'on peut se représenter, d'après elle, l'attraction des particules alimentaires par un suçoir d'Acinétien à peu près de la même façon qu'on rend compte du mouvement d'un amibe ou d'un leucocyte vers un amas de Bactéries, ou encore d'un « tactisme chimique » exercé par une substance quelconque. En l'absence de recherches précises dont l'intérêt serait actuellement très grand, la conception d'Hartog demeure une hypothèse *a priori*, sans doute très vraisemblable, mais non pas démontrée.

En dehors d'elle et ne l'excluant pas, je crois qu'il faut faire une part importante, dans le phénomène de la succion, à l'influence directe des *contractions actives* d'un élément du tentacule : la paroi du canal interne. Déjà, dans la critique qu'il donne de l'opinion d'Hertwig, au sujet des « mouvements de pompe », Bütschli (**1889**, p. 1866-67) explique quelles sont les conditions dans lesquelles ces mouvements provoqueraient la succion : « Celle-ci aurait lieu, dit-il, si la lumière du tube (*canal tentaculaire*) se trouvait rétrécie à chaque raccourcissement et au contraire élargie à chaque allongement, ce qui doit sans doute arriver dans la contraction et l'extension du tentacule ». Il faudrait de plus « *que le rétrécissement de la lumière s'opère du sommet à la base, et, au contraire, l'élargissement de la base au sommet* ».

Or un mouvement semblable a lieu dans la paroi du tube interne, ainsi

qu'on peut s'en rendre compte sur toutes les formes favorables, non seulement sur celles à très larges tentacules (telles que *Choanophrya*), mais aussi à tentacules de largeur ordinaire, comme *Tokophrya cyclopum* ou *Discophrya Steinii* (fig. V *b*, p. 43 et fig. LXXII) ; les suçoirs s'élargissant toujours du double ou du triple pendant le cours de la succion, le canal et sa paroi deviennent très apparents. Une observation attentive y révèle, en même temps que le courant continu des granules absorbés (voir déjà LACHMANN **1856**), précisément ces « *mouvements péristaltiques* », auxquels STEIN avait songé (**1859**, p. 76), comme à une explication probable, mais dont il nie la présence, faute d'objectifs très pénétrants. Il remarque en effet que « *les contours des tentacules demeurent tout à fait immuables pendant le cours de la succion* » ; ce qui s'applique évidemment aux contours « extérieurs » fournis par la gaine seule, et non au tube interne dont STEIN ignorait la présence chez tous les Acinètes.



FIG. LXXII. Région périphérique de *Discophrya Steinii* (CL. et L.) en un point où 4 suçoirs adhérents au corps de la proie laissent voir à leur intérieur le courant des granules ; *viv.* (× 800).

Nous pouvons donc conclure, en opposition formelle avec l'idée d'HERTWIG, que les mouvements de pompe, (expansion et rétraction du tentacule), s'ils ont lieu quelquefois pendant le cours de la succion, sont sans influence aucune sur la marche du phénomène. Celle-ci dépend par contre, dans une mesure au moins notable (mais peut-être pas exclusive), des *ondes de contraction* qui se succèdent à la surface du tube interne et qu'on *voit* progresser, comme le voulait BÜTSCHLI, *du sommet vers la base*. Le mécanisme en est semblable (à la complexité près des éléments en jeu) à celui par lequel les aliments progressent dans le tube digestif de tous les Métazoaires.

§ IV. — Sort des éléments absorbés

Les données les plus récentes et en même temps les plus complètes sur l'ensemble des phénomènes qui succèdent à l'ingestion, sont celles four-

nies par FILIPJEV (**1910**, p. 127 à 130), d'après des *Tokophrya quadripartita* qu'il nourrissait de Paramécies. Grâce à l'action du Neutralroth qui colore vitalement le cytoplasme de l'Acinète avec une grande intensité et au contraire fort peu le cytoplasme de la proie, l'auteur a réussi à suivre le sort de ce dernier d'une manière très précise : la substance absorbée *n'est jamais incorporée directement et par simple mélange*, comme le croyait MAUPAS (**1881**), mais au contraire subit une véritable *digestion* avant d'être assimilable, selon l'idée soutenue par BÜTSCHLI (**1889**, p. 1867) et acceptée par SAND (**1901**, p. 31-32).

Les conclusions de FILIPJEV diffèrent toutefois de celles de l'auteur belge sur plusieurs points importants. SAND (p. 30 à 34) admettait trois stades successifs dans l'évolution des produits : les « *sphères de tinctine* », résultant du mélange des substances nucléaire et cytoplasmique de la proie et représentant « le premier état » du plasma ingéré ; les « *sphères protoplasmiques* » (sphères albuminoïdes peu colorables) dérivant des précédentes par digestion plus avancée ; enfin les « *sphères huileuses* » (ou graisseuses) formant la dernière étape de la transformation chimique, la « substance de réserve » qui sera consommée à mesure des besoins.

Or, d'après FILIPJEV, dont les observations concordent de la façon la plus parfaite avec les miennes propres sur *T. quadripartita* et sur bien d'autres Acinètes, les substances ingérées ne sont point réduites en sphérules de faibles dimensions dès leur sortie du tube interne du suçoir, mais s'amassent tout d'abord en un grumeau volumineux (« *Klumpen erster Ordnung* » de FILIPJEV), sorte de bol alimentaire qui peut égaler environ la moitié du corps de l'Acinète, puis se fragmente en amas de moindre taille (*Klumpen zweiter und dritter Ordnung*). Des grumeaux de deuxième ordre peuvent d'ailleurs être formés directement quand la succion se ralentit.

C'est seulement dans les grumeaux de troisième ordre (correspondant aux « *sphères protoplasmiques* » de SAND) que commence la digestion : entrée par endosmose de ferments digestifs, liquéfaction du plasma absorbé, condensation par exosmose et disparition progressive des substances assimilables. Le résidu est un granule fortement réfringent, très colorable par l'hématoxyline de Heidenhain, mais beaucoup moins par les colorants nucléaires électifs. Les vrais « *grains de tinctine* », de nature chromatinienne, sont par contre assez rares et ne sauraient provenir que de fragments nucléaires absorbés. Quant aux « *sphérules graisseuses* », FILIPJEV les a recherchées en vain, chez *T. quadripartita*, soit par le

Soudan III, soit par l'acide osmique, et conclut avec raison qu'elles ne constituent nullement (chez cet Acinète au moins) « un produit indispensable du métabolisme vital ».

MARTIN (1909 *a*) a établi expérimentalement l'origine de la « tinctine », en nourrissant de Stentors *Discophrya elongata.* Toutes les fois que le noyau de la proie demeure intact dans la dépouille, il n'y a pas augmentation sensible du nombre des grains de tinctine chez les exemplaires repus, par rapport à ceux du lot témoin non alimenté ; si au contraire les noyaux sont absorbés, les Acinètes sont tous « bourrés » de granules chromatiques, d'une manière extraordinaire. Des noyaux sont d'ailleurs ingérés *in toto* dans presque tous les cas où il y a déglutition (voir en particulier le cas des *Ophryodendron*, p. 258 et celui des *Acineta* engloutissant des zoospores, p. 259). La tinctine peut provenir en outre des Acinètes eux-mêmes, soit par fragmentation du macronucléus ancien après la conjugaison (SCHNEIDER 1886-87 ; BÜTSCHLI 1889, p. 1850 ; MARTIN 1909 *a*), soit par émiettement du noyau actuel pendant la vie végétative, au cours des stades de dépression (COLLIN 1911). Dans l'une ou l'autre alternatives, les grains de tinctine finissent par être résorbés, c'est-à-dire *digérés*, mais sans jamais donner naissance à des « sphères protoplasmiques », comme SAND l'a cru à tort.

Quant aux *sphérules huileuses*, colorables par le Soudan III et par l'acide osmique, elles existent d'une manière incontestable chez beaucoup d'Acinètes. Leur origine peut être double, soit qu'elles naissent par synthèse dans l'Acinète, lui-même comme NIRENSTEIN (1905) l'a démontré pour les Paramécies, soit qu'elles viennent du dehors, étant ainsi absorbées en suçant des Infusoires, ou encore par déglutition (voir pour *Choanophrya* p. 261 et fig. LXXI, p. 260). STANIEWICZ (1910) admet l'indigestibilité absolue des graisses par les Paramécies (de même MESNIL et MOUTON, 1903, pour les Amibes) et, par suite, l'absence de lipase chez ces mêmes organismes. Mais si ces résultats sont valables sans doute pour les graisses commerciales essayées par l'auteur, ils ne s'appliquent certainement pas de la même manière aux diverses substances huileuses qui sont propres aux Infusoires et que ceux-ci fabriquent par synthèse. S'ils ne jouissaient pas du pouvoir de les résorber, par conséquent de les *digérer*, on ne comprendrait pas le rôle de ces dernières comme « substances de réserve », rôle démontré par l'expérience.

Les Tentaculifères absorbent également parfois *amidon* et *chlorophylle*, en se nourrissant d'algues, et digèrent ces corps en partie, comme le font

les Ciliés. L'origine alimentaire des « pigments » se trouve ainsi démontrée, pour presque tous les Acinètes (voir KEPPEN, **1889**, p. 11, SAND **1901**, p. 34, et FILIPJEV **1910**, p. 129). J'ai moi-même signalé (**1907**, p. XCV) les inclusions spéciales d'*Ephelota gemmipara* qui donnent à cette espèce sa couleur brune, verdâtre ou jaune-orange, et qu'on retrouve identiques chez un assez grand nombre de Tentaculifères marins (*Acineta tuberosa* et *A. papillifera*, *Discophrya Lyngbyei*, *Periacineta patula* et *P. limbata*, *Trichophrya salparum*, etc.). Ces « enclaves à cupule » (car je les nomme ainsi d'une façon provisoire, faute de connaître encore leur origine exacte) sont celles-là même qu'avait déjà représentées KEPPEN (**1888**, fig. 57, pl. V), chez *A. tuberosa* et qu'il nomme « pyrénoïdes » ; il déclare qu'elles proviennent des algues absorbées.

Bien que cette opinion me paraisse *a priori* être la seule acceptable, j'aurais aimé à préciser et voulu pouvoir indiquer *de quelles algues il s'agit ;* car je n'ai pas connaissance que des structures semblables aient été rencontrées ailleurs. Malheureusement, tous mes efforts sont demeurés sans résultat et seule l'observation directe du phénomène de l'ingestion pourra nous renseigner. KEPPEN signale les zoospores d'*Ulva* comme formant la nourriture la plus habituelle des Suceurs observés par lui ; or celles-ci ne contiennent rien de semblable aux prétendus « pyrénoïdes » figurés par l'auteur russe et cette désignation même est certainement mal appliquée. Elle ne convient qu'au grain central des inclusions cupuliformes déjà représenté par KEPPEN et visible *in vivo* comme un corps très réfringent. C'est ce grain qui se colore avec le plus d'intensité par l'hématoxyline ferrique (fig. 22, 23, 35, 36, pl. II, et fig. 40 et 44, pl. III) et par la Safranine. Il est au contraire insensible à l'hémalun ou au carmin et prend les couleurs acides (bleu de Lyon ou éosine) dans les méthodes combinées ; il est rouge au Biondi, rouge également au Mann (fig. 101, 105, 110 et 111, pl. VI) et sa texture est homogène.

Je n'ai pu découvrir en son proche voisinage aucune trace de noyau ; or celui des zoospores est toujours très apparent et l'on sait que la nucléine est parmi les substances qui résistent le plus longtemps, pendant les stades de digestion. Par contre, observé *in vivo*, le pyrénoïde est coiffé constamment d'une ou plusieurs cupules de *substance amylacée* qui n'est pas un amidon typique bleuissable par l'iode, comme celui des Phanérogames ou des Algues chlorophycées. Si l'on colore par l'eau iodée l'amidon de pomme de terre, on obtient la teinte classique d'un *violet améthyste*, que l'on peut virer au *bleu ciel*, sous l'influence de HCl très étendu ; si l'acide

est trop fort, il y a décoloration, puis destruction du grain qui se gonfle et éclate. Les enclaves cupuliformes se colorent au contraire en un *brun vineux* par l'iode, comme l'amidon des Floridées ; HCl ajouté les fait virer, comme ce dernier, au *noir bleuâtre* profond, puis au *gris* (teintes approximatives de l'hématoxyline ferrique).

La potasse à 1 % fait disparaître instantanément la coloration par

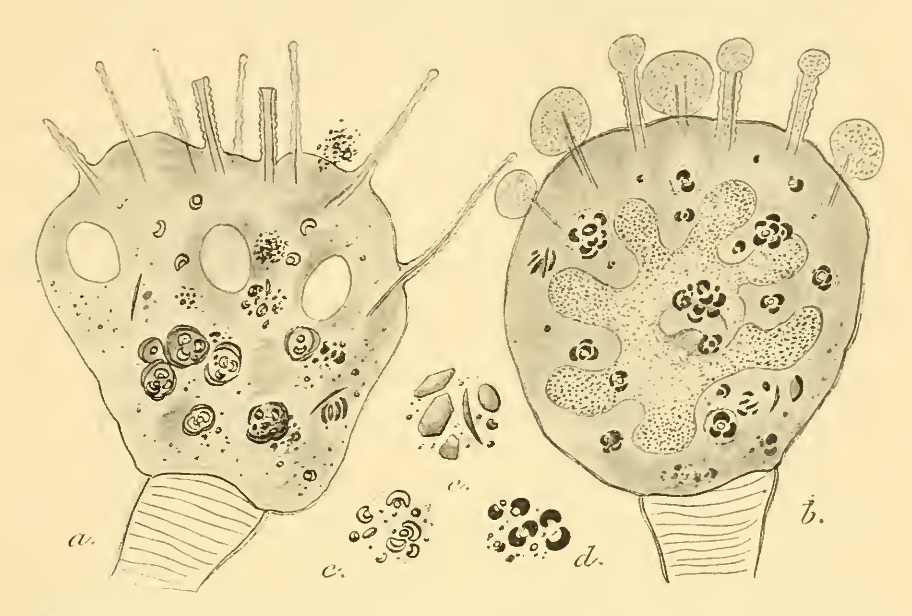


Fig. LXXIII. *Ephelota gemmipara* (Hertwig); *a*, exemplaire vivant, très légèrement gonflé en milieu hypotonique ; dans son cytoplasme, enclaves énigmatiques avec chromatophore et cupules amylacées, les unes, encore incluses et d'autres isolées ; pelottes de pigment résiduel, dont l'une est expulsée par la face apicale ; *b*, autre individu traité par la potasse à 1 %, lavé, puis coloré à l'iode et enfin éclairci par l'acide acétique dilué. Les cupules d'amidon restent seules colorées ; au centre du corps, le macronucléus apparaît comme une masse lobée granuleuse ; *c*, *d*, cupules et grain central (leucite ou pyrénoïde) dans leur concavité, avant et après la coloration par l'iode ; *e*, plaquettes hexagonales résultant probablement de la digestion des cupules ; *a* et *b* (× 1000) ; *c*, *d*, *e* (× 1500).

l'iode et les calottes amylacées semblent elles-mêmes s'évanouir dans la masse différente du cytoplasme de l'Acinète ; en réalité, elles deviennent simplement invisibles par suite d'un gonflement qui modifie leur réfringence. Car, au bout de deux ou trois heures, si on lave à l'eau pure pour éliminer KOH, et qu'on recolore par l'iode, les calottes reparaissent, mais leur paroi s'est épaissie d'une façon très notable (fig. LXXIII *a* et *b*). Au contraire l'acide HCl concentré, ou en solution forte (25 à 50 %) opère comme un dissolvant véritable et d'action très énergique. Si on lave ensuite à l'eau et colore par l'iode, on n'aperçoit plus aucune trace des cupules ; elles ont été *saccharifiées*. De même, après l'action de la

salive filtrée, agissant à l'étuve à 35°, pendant une ou deux heures.

L'acide acétique glacial n'attaque point les cupules et les met bien en évidence ; il gonfle le grain central (*pyrénoïde*) et le rend si transparent qu'il en est presque invisible. Mais si l'on colore ensuite (par l'acide chromique par exemple), on le retrouve encore intact, tandis que la potasse le fait disparaître en entier.

Les cupules sont souvent isolées au sein du cytoplasme, avec ou sans leur grain central (fig. LXXXIII *a, en haut*) ; mais ce n'est certainement point là leur situation primitive. Les plus fréquentes sont celles qu'on rencontre groupées en nombre plus ou moins grand (de deux ou trois à huit ou dix), à l'intérieur d'une sorte de *chromatophore en gobelet* qui les enveloppe de toutes parts. Ces chromatophores sont solitaires, ou réunis par deux, trois ou quatre se faisant face par leurs côtés concaves ; ce sont eux qu'on voit sur les coupes, comme autant de croissants assez nettement sidérophiles entourant les pyrénoïdes. Leur taille varie de quatre à six et même 8μ, tandis que les cupules amylacées ne dépassent pas 2μ,5 à 3μ et disparaissent toujours, soit au cours de la fixation (si celle-ci a lieu à chaud), soit par suite des manipulations qui précèdent l'inclusion.

La couleur des chromatophores (surtout quand ils sont peu nombreux, par exemple fig. LXXIII *a*, ou quand on les isole par diffluence de l'Acinète) est un jaune brunâtre ou verdâtre dont la teinte rappelle assez exactement l' « *endochrome* » des Cryptomonadines, de certains Péridiniens ou encore des Diatomées (1). Il est pourtant peu vraisemblable qu'ils appartiennent effectivement à des Algues de ce groupe, car on n'y trouve jamais (à ma connaissance du moins), d'amidon cupuliforme. Ils sont décolorés par l'alcool (qui les pâlit d'abord en *vert* en démasquant la chlorophylle) et aussi, instantanément, par l'acide acétique. D'où une méthode fort commode pour mettre en évidence les enclaves amylacées, à l'intérieur d'un Acinète fortement pigmenté : on colore par l'eau iodée avec assez d'intensité, puis on fait passer un courant d'acide acétique dilué entre la lame et la lamelle : l'amidon seul reste teinté (fig. LXXIII *d*) et l'on ne voit plus que de vagues contours de ce qui fut les chromatophores.

Quelle que soit l'origine, non encore élucidée, de ces très curieuses enclaves, il est un fait certain : c'est qu'elles sont *digérées*. Sur les exemplaires bien nourris qui se trouvent en reproduction, le cytoplasme des embryons peut en être aussi chargé (ou presque) que celui du parent,

(1) Voir, pour cette même comparaison, SAND, 1901, p. 35.

mais il y a moins de résidus à des stades avancés. C'est le chromatophore qui paraît s'altérer tout d'abord ; sa substance vire au rouge brun ou jaune-orangé très vif, se ratatine et peu à peu se fragmente en granules de taille irrégulière et d'aspect très réfringent (1).

Par ce fait, les cupules amylacées se dispersent dans le cytoplasme et alors se fragmentent (fig. LXXIII *e*, *à gauche*), ou simplement se gonflent, perdant ainsi leur aspect cupuliforme, qui peut-être n'est pas primitif (voir les expériences de BÜTSCHLI **1906**, fig. 14, 37 et 39, sur le *paramylon* des Euglènes). Leur colorabilité par l'iode diminue à mesure, et bientôt on voit à leur place de minces tablettes elliptiques, hexagones ou falciformes (fig. LXXIII *e*), ce dernier aspect répondant aux tablettes vues par leur tranche. Ce sont là, semble-t-il, des sortes de cristalloïdes dont la composition n'a pu être déterminée ; mais leur origine à partir de la substance amylacée laisse penser qu'il s'agirait d'un isomère de l'amidon, peut-être de grains comparables au paramylon des Euglènes.

De grands corps bacillaires prismatiques, appartenant sans doute à la même évolution, ont été déjà figurés par MAUPAS (**1881**, pl. XX, fig. 16) dans le plasma d'un exemplaire fixé par l'acide chromique dilué, puis gonflé et éclairci à l'aide de la glycérine. Ces corps se conservent fort bien par la plupart des réactifs et se retrouvent sur les coupes comme éléments sidérophiles (fig. 41, 42, 44, pl. II) et colorables en rouge par l'éosine, dans la méthode de Mann (fig. 100, 101, 110 et 111, pl. VI).

Quant aux grains orangés provenant du chromatophore et représentant la partie non assimilable de celui-ci(*pigment* proprement dit, sans doute assez voisin du groupe des « *carotines* ») ils sont éliminés comme substance de déchet. On les voit s'amasser en grumeaux floconneux, à contours irréguliers (fig. 41, *au centre*) qui conservent leur couleur même sur les coupes après teinture à l'hématoxyline ferrique, et se trouvent finalement expulsés lentement, par un point mal défini de la face apicale. Je ne crois pas qu'il y ait ici d'*anus*, comme chez les Infusoires ciliés.

Ce phénomène que j'ai suivi plusieurs fois *in vivo*, *sans compression aucune*, et qui est certainement normal, permet de comprendre pourquoi l'on peut, en un jour ou deux, « dépigmenter » par le jeûne tout un lot d'*Ephelota* ; des rameaux d'Algues ou d'Hydraires qui montraient, à l'œil nu, un revêtement doré de ces derniers Acinétiens, en semblent par la

(1) Il s'agit là sans doute d'un *processus d'oxydation* très semblable à celui qui accompagne la digestion de la chlorophylle chez les autres Protozoaires phytophages (Ciliés, Flagellés, Rhizopodes) et aussi chez les Rotifères. (Voir DE BEAUCHAMP, **1909**, p. 305).

suite entièrement dépourvus, tant est grande leur transparence. Si la membrane du kyste se forme avant l'expulsion complète de ces résidus digestifs, ceux-ci demeurent emprisonnés, d'une façon permanente, dans l'espace libre entre le corps et la paroi kystique (voir fig. LXXIII *a* et fig. LXXIV *a* et *b*, p. 272).

KEPPEN (1888, p. 9) signale également la présence, chez un Acinétien marin qui se nourrit de zoospores (*Acineta tuberosa*), d'amas granuleux

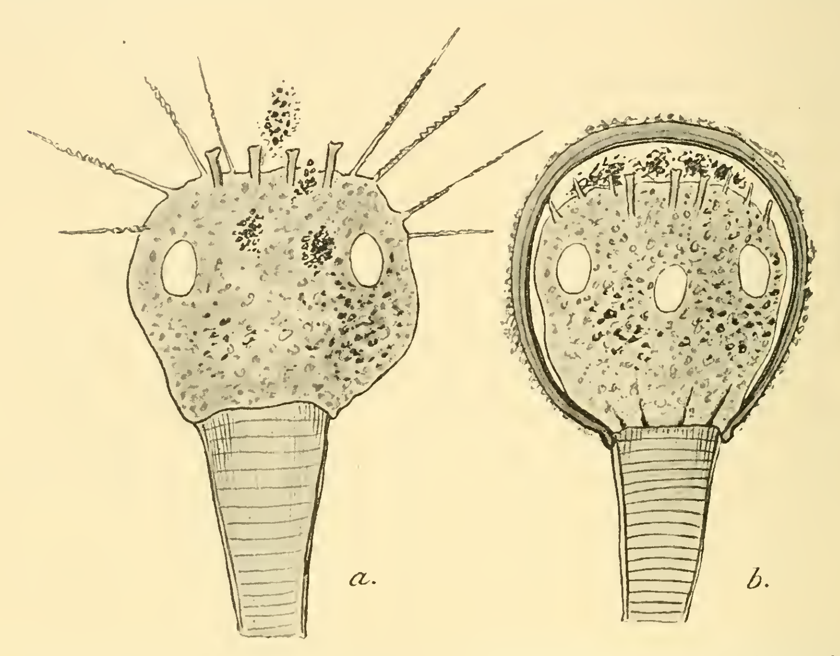


FIG. LXXIV. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG). *viv.* (× 650) ; *a*, exemplaire affamé à cytoplasme clair, expulsant par le pôle apical des granules orangés (pigment résiduel) ; *b*, exemplaire enkysté, où la même expulsion a eu lieu sous la membrane du kyste.

brunâtres qui s'accumulent entre le corps et la paroi limitante de la loge et représentent ici aussi un pigment résiduel. Il aurait vu des corps hyalins ayant même origine, chez *Acineta papillifera*, mais c'est à tort qu'il suppose que ces corps sont susceptibles d'émigrer dans la cavité stylaire, et de là au dehors (p. 25) ; j'ai déjà fait remarquer (chap. III, p. 106) en quoi cette conception me paraît invraisemblable (1).

Ces deux observations confirment les résultats obtenus antérieurement par LEWICK 1880, sur *Dendrosoma radians*, chez qui la défécation

(1) D'après l'aspect particulier que présentaient les formations citées, chez le seul exemplaire où j'aie pu les observer (fig. LXXV, p. 273), il m'a paru qu'il s'agissait de grains d'excrétion vrais, c'est-à-dire de produits *fabriqués par l'être lui-même* et non pas empruntés au milieu extérieur, par exemple à la proie.

s'opère « à la base des tentacules », tandis que le courant excréteur sortant par les tentacules eux-mêmes (NUTTING, 1888), chez *Periacineta Buckei*, ne me paraît pas avoir cette signification ; il s'agirait peut-être simplement ici, de nourriture régurgitée peu après son ingestion.

Ainsi se multiplient, dans le groupe des Acinètes, les exemples d'expulsion de produits figurés à travers le tégument, par rupture localisée ; c'est là d'ailleurs un phénomène que l'on doit considérer comme une *nécessité physiologique inéluctable* (sous peine d'encrassement complet, à un délai très bref), chez toutes les formes capables d'ingérer des proies volumineuses qu'elles n'assimilent pas en entier. MARTIN (**1909** *c*, p. 647) ajoute à cette série un cas intéressant : celui des *Ophryodendron*, qui expulsent (périodiquement sans doute, bien que l'auteur ne l'ait pu constater qu'une seule fois) les nématocystes d'Hydraires absorbés en grand nombre au cours de la succion. FILIPJEV de son côté (**1910**, p. 128) observe, chez *Tokophrya quadripartita*, la persistance assez longue des trichocystes de Paramécies ingérés en même temps que le plasma de ces Infusoires, et ne semblant pas attaqués par les sucs digestifs. Je les ai retrouvés moi aussi, *in vivo* et sur coupes, aussi bien chez cette espèce que chez d'autres Acinètes (par exemple *Discophrya Steinii*, fig. 70, pl. IV), soit massés à l'intérieur des sphérules de nutrition (*Klumpen dritter Ordnung*), soit même libres dans le cytoplasme, sans aucune trace d'altération. Je n'ai pu établir encore, faute d'observation prolongée, s'ils finissent par se dissoudre ou s'ils sont rejetés comme les nématocystes. La deuxième hypothèse me paraît plus admissible.

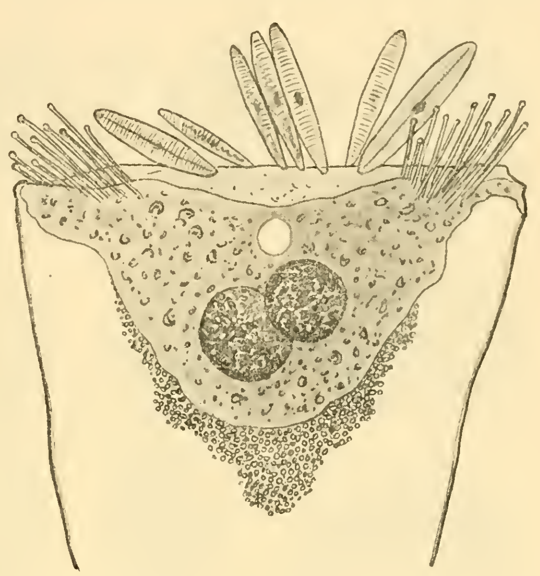


FIG. LXXV. *Acineta papillifera* KEPPEN (× 465). Coloration sur le frais au vert de méthyle acétique ; corps et partie supérieure de la loge d'un très grand exemplaire ; macronucléus double ; grains d'excrétion nombreux (incolores et biréfringents) expulsés dans la loge. Sur la face apicale, entre les deux faisceaux de suçoirs, sont fixées des Diatomées du g. *Navicula*.

Chez les *Hypocoma*, et en particulier chez *H. acinetarum* (fig. CIX,

p. 419) et *H. ascidiarum* (fig. CXI, p. 421) le plasma absorbé au cours de chaque succion, au lieu de se fragmenter en multiples sphérules comme chez les autres Acinètes, demeure en un seul bloc (ou *bol alimentaire*) qui se concentre peu à peu, par une lente exosmose des parties assimilables, et finit par être expulsé. C'est du moins ce que j'ai suivi, sur la première des deux espèces, pour deux masses successives qui firent hernie l'une après l'autre (à quelque dix minutes d'intervalle) sur la face latérale gauche et furent ensuite éliminées par rupture du tégument (fig. LXXVI *a*, *b*, *c*). Quand plusieurs de ces masses coexistent dans un même Acinète, leur ordre de formation est facile à reconnaître, à la fois par leur *forme*, leur *volume* et leur *couleur*. Les plus récemment introduites sont celles de plus grande taille, les plus pâles aussi et les plus aisément déformées (fig. LXXVI *d*, *e*, *f*), tandis que les anciennes, par concentration progressive des pigments absorbés (qui proviennent du corps de l'hôte : *Acineta*, *Ephelota*), sont d'une teinte foncée, jaune ou brune, et d'une grande consistance, avec volume réduit. Elles persistent longtemps intactes, même après leur expulsion. Le corps de l'Infusoire est quelquefois ridé (fig. LXXVI *c*) à la suite de ce changement subit, mais il a bientôt repris, par élasticité, son aspect originel.

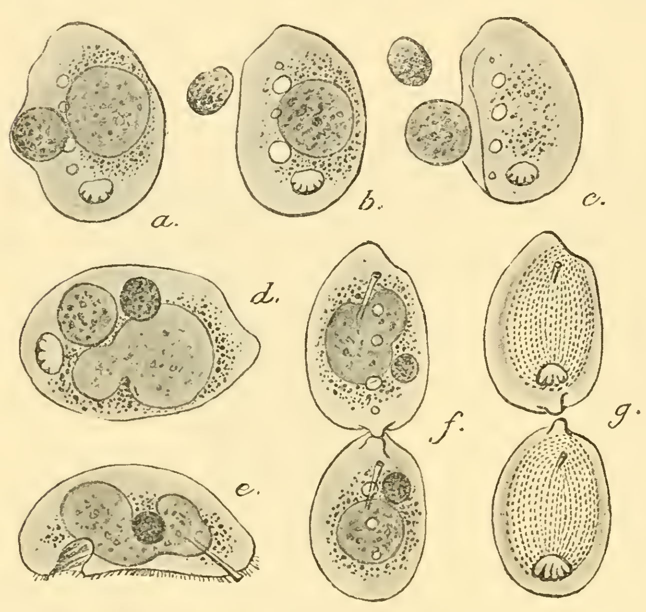


FIG. LXXVI. *Hypocoma acinetarum* COLLIN. *viv.* (× 600) ; *a*, *b*, *c*, même individu suivi pendant l'expulsion successive de 2 bols alimentaires ; *d*, *e*, autre exemplaire (face et profil) avec 3 bols alimentaires d'âge différent ; *f* et *g*, stade final d'une division (*f*, plan profond ; *g*. plan superficiel) vu par la face ventrale.

En somme, dans ces différentes phases de la nutrition des Suceurs, soit par *succion* ou par *déglutition*, s'il s'agit de formes libres, soit par simple *endosmose*, pour les formes parasites privées de tentacules, on

n'observe rien qui diffère d'une manière essentielle des faits jusqu'ici connus dans la nutrition des Ciliés. Le parallélisme est surtout frappant entre les phénomènes qui précèdent et qui suivent l'ingestion de la proie, chez les Acinétiens à tentacules très dilatables (par exemple : *Choanophrya*), et ceux que l'on peut étudier chez tous les Ciliés dégluteurs (1). Il y a en particulier, dans l'un et l'autre cas, ce phénomène très remarquable que les enclaves à digérer *sont au contact direct de l'endoplasme, sans vacuole interposée.*

Ce n'est pas qu'on n'ait parlé, à diverses reprises, de « *vacuoles alimentaires* » chez les Acinétiens ; mais ces cas sont très rares (voir KEPPEN 1888, p. 24 et fig. 30, pl. III, pour *A. papillifera*), et n'ont certainement jamais la même signification que chez les Ciliés hyménostomides, se nourrissant par tourbillon. Le liquide de la vacuole *ne provient pas du dehors* et n'est pas englouti en même temps que la proie ; il se forme secondairement, par exsudation du plasma de l'Infusoire lui-même, ainsi que SCHEWIAKOFF (*in* BÜTSCHLI, 1889, p. 1399) l'a démontré pour les Ciliés gymnostomides et FILIPJEV plus récemment (1910, p. 128) pour *Tokophrya quadripartita.* Quant aux amas de substance claire que l'on aperçoit çà et là, dans les régions profondes, au-dessous des tentacules, pendant le cours de la succion, comme si le corps, soudain, se creusait de « vacuoles » (KEPPEN 1888, fig. 6, pl. I ; DANGEARD 1890, p. 19 ; COLLIN, 1911, fig. XXI *a*, p. 462), ils sont le résultat d'une simple différence entre l'indice de réfraction du plasma absorbé et celui du Suceur. Ce sont les « bols alimentaires » de premier et deuxième ordre ; leur présence n'a rien d'aberrant, mais les voyant près du noyau, KEPPEN avait tenté de les homologuer avec des « *corps polaires* ». J'ai réfuté ailleurs (chap. II, p. 83) cette assertion paradoxole.

CHAPITRE VIII

MOUVEMENTS

En dépit de leur attitude généralement rigide et de l'immobilité presque complète qui leur a valu leur nom, les « Acinètes » (du grec ἀκίνητος = immobile) offrent néanmoins à considérer plusieurs ordres différents de phénomènes rapportables soit à des mouvements d'ensemble atteignant

(1) Voir à ce sujet les observations de MAUPAS (1883, p. 601-606), ainsi que les critiques partielles formulées par FABRE-DOMERGUE (1888, p. 129), puis par BÜTSCHLI (1889, p. 1801), quant à la théorie de l'assimilation directe du sarcode absorbé.

toute la masse du corps, soit à des mouvements locaux, limités à certains organes. Dans la première catégorie, il convient de citer, d'une part la circulation continue de la masse endoplasmique (cyclose) ; d'autre part, les contractions actives de la couche ectoplasmique amenant un changement de formes. Dans la deuxième, on peut compter : le battement vibratile (ciliation des embryons), les mouvements variés qu'effectuent les suçoirs et les appendices préhenseurs, enfin les pulsations rythmiques de la vacuole contratile.

§ I. — **Circulation endoplasmique** (cyclose)

Sand (1901, p. 36) déclare « n'avoir jamais observé la cyclose chez les Tentaculifères » ; il admet cependant en principe son existence probable, parce que seule, dit-il, elle peut expliquer l'aspect non granuleux, dépourvu d'inclusions, du plasma périnucléaire.

Du reste, beaucoup d'auteurs, avant lui, l'avaient aperçue fort nettement sur des espèces diverses, tels Claparède et Lachmann (1858-60), Keppen (1888) etc. et je l'ai retrouvée sans aucune difficulté, sur les exemplaires transparents, chez toutes les formes étudiées avec quelque attention. Il suffit de fixer, à un fort grossissement, un point bien défini, pour observer au bout de quelques instants le déplacement continu des granules et de toutes les enclaves de faibles dimensions. Si au contraire le cytoplsame se trouve encombré d'inclusions relativement volumineuses, celles-ci arrivent à se bloquer par contact réciproque et mettent alors obstacle aux déplacements d'ensemble ; les courants continuent seulement par places, ralentis et hésitants, se glissant çà et là dans les intervalles libres.

Si la forme du corps se rapproche de la sphère, le courant de cyclose est une rotation continue autour du noyau comme centre ; il ne m'a point paru que la cyclose ait lieu dans un sens toujours le même, morphologiquement défini, mais je crois au contraire qu'elle varie d'un instant à un autre et suivant les individus. Le noyau n'y prend jamais part, au moins d'une façon normale, ou, s'il est quelquefois légèrement déplacé par un courant plus fort, ou entraîné à pivoter de quelques degrés autour de l'un de ses axes, il reprend aussitôt, par un mouvement inverse, sa station primitive. C'est un recul automatique, nécessité par les conditions même d'équilibre à l'intérieur de la cellule et tout à fait comparable au mouvement qu'exécute un flotteur, ou une bouée momenta-

nément écartée de la ligne verticale passant par son point d'attache.

J'ai observé plusieurs fois cet intéressant phénomène chez des *Sphærophrya* et des *Podophrya*, chez *Metacineta mystacina* et chez les exemplaires jeunes, à macronucléus sphérique, de diverses *Tokophrya* (entre autres *T. infusionum*). Il n'existe dans aucun cas de formations comparables au curieux « *Karyophore* » signalé chez quelques Ciliés (*Isotricha, Nyctotherus*), pour maintenir le noyau en relation directe avec la couche ectoplasmique, immobile dans la cyclose.

Quand le corps est allongé, le trajet du courant est calqué sur sa forme même, et l'on peut distinguer une ligne ascendante et une ligne descendante, ainsi que l'avait déjà fort bien décrit LEWICK (1880) pour *Dendrosoma radians*. HICKSON et WADSWORTH (**1909**) ont depuis lors entièrement confirmé ses dires et j'ai moi-même refait une observation similaire chez *Dendrosomides paguri* et chez les individus vermiformes de plusieurs *Ophryodendron*. La cyclose est plus intense à l'intérieur du corps proprement dit, mais se continue parfois assez loin dans les bras, chez *Dendrocometes*, tandis que je n'ai pas réussi à la suivre dans les appendices plus étroits de *Stylocometes*, presque en entier remplis par le canal interne émané du suçoir qui termine chacun d'eux.

Il importe de ne pas confondre avec la cyclose vraie, courant ininterrompu et constant, les mouvements temporaires causés par l'absorption des proies (SAND **1901**, p. 36) ou encore par les déformations d'ensemble de la masse protoplasmique qui nous restent à étudier.

§ II. — Contractions du corps

Des mouvements amœboïdes très lents « appréciables seulement en dessinant l'animal de minute en minute » ont été signalés par SAND (**1901**, p. 143) chez deux espèces nouvelles découvertes par lui : *Trichophrya odontophora* et *Tr. amœboïdes* (p. 195 et 197); mais je ne sais pourquoi l'auteur ajoute que « l'existence de mouvements amœboïdes chez un Tentaculifère adulte est un phénomène *hautement intéressant* ». Seraitce à cause du rapprochement préconisé par lui avec les Sarcodaires ou simplement parce que le fait lui a semblé nouveau ? KEPPEN cependant (**1888**, fig. 54, pl. IV) avait donné un diagramme des changements successifs de contour effectués par le corps d'un *Acineta papillifera*, dans un laps de 10 minutes, et la même observation pourrait être répétée pour

un grand nombre d'autres formes, en particulier celles à tégument mince, comme les *Sphærophrya* et les *Podophrya*.

La formation des « processus conjugatifs » (Cf. chap. V, p. 205) comme prélude à l'accouplement, constitue encore un autre genre de phénomènes très comparables en soi à l'émission d'un pseudopode, sans qu'il y ait lieu pourtant (à mon sens) d'y voir un argument capital à faire entrer en ligne dans la discussion de l'important problème de l'origine du groupe.

De même, la rétraction des bras chez *Dendrocometes*, lors de conditions défavorables ou avant la transformation en embryon total (PLATE 1886), ne présente guère d'autre caractère propre que son extrême lenteur, puisqu'elle exige près d'une journée pour s'accomplir en entier; ce n'est pas là un fait typique des Rhizopodes, bieu que certains d'entre eux le présentent également, entre autres, *Trichosphærium Sieboldi* d'après SCHAUDINN (1899).

Par contre, les mouvements plus rapides ne manquent pas non plus à certains Tentaculifères ; qu'il suffise de rappeler les oscillations continuelles de la trompe des *Ophryodendron* (CLAPARÈDE et LACHMANN, ROBIN, etc.) et la rétraction brusque des lobes tentaculifères et de toute la face apicale, avec ou sans plissement du corps et de la loge, chez *Periacineta linguifera* et chez *Acineta tuberosa* (STEIN 1854 : ENTZ, FRAIPONT, etc.). Chez la dernière de ces espèces, la rétraction est tellement vive que je n'ai pu fixer les suçoirs à l'état complet d'extension que par le sublimé bouillant (voir fig. 33, pl. II).

On sait le rôle actif des contractions du corps dans le phénomène de l'accouchement, chez un certain nombre d'espèces de Suceurs et en particulier chez *Tokophrya quadripartita* (STEIN, CLAPARÈDE, et LACHMANN, BÜTSCHLI 1876), et j'ai observé moi-même des mouvements rythmiques d'expansion et de rétraction d'une intensité remarquable chez un exemplaire de cette espèce qui s'efforçait, mais en vain, de parvenir à l'expulsion d'un embryon mort-né.

Les mouvements nématoïdes des individus vermiformes sont depuis longtemps connus chez les diverses espèces du genre *Ophryodendron* et ont frappé tous les auteurs qui s'en sont occupés. Non seulement ils se recourbent en tous sens autour de leur point d'attache et parfois même s'enroulent jusqu'à former une boucle complète en forme de cor de chasse (fig. CIV *c*, p. 393) ; mais, pendant leurs périodes de vie libre (ils en auraient peut-être plusieurs séparées par des stades fixés ?) on les voit ramper, dit MARTIN (1909 *c*, p. 649) à la surface de l'Hydroïde qui leur sert

de support (du moins pour *O. abietinum* et *O. sertulariæ*), leur extrémité antérieure dilatée fonctionnant comme ventouse. Le même auteur décrit un mode de translation tout à fait comparable chez les prétendus « bourgeons tentaculés » d'une forme parasite : *Tachyblaston ephelotensis* (voir **1909** *b*, p. 385). Or j'ai montré plus haut (chap. IV, p. 199) que ces corps reproducteurs sont pleinement homologues, par leur place dans le cycle, aux individus allongés des *Ophryodendron*.

J'ai vu d'autre part moi-même les larves vermiformes d'autres espèces de ce dernier genre, ainsi que celles de *Dendrosomides paguri*, progresser d'une manière assez rapide, par une série de contractions en arc suivies de détentes brusques, ainsi que cela a lieu chez beaucoup de petits Nématodes et chez certaines larves de Diptères, telles que celles des *Culex* et des *Chironomus*.

Dans ces mouvements, la substance contractile est sans doute l'ectoplasme que sa très forte réfringence et son affinité très grande pour l'hématoxyline ferrique rapprochent certainement beaucoup des substances musculaires. L'endoplasme suivrait comme élément passif, et les afflux de substance que l'on a souvent décrits (KEPPEN **1888**, BÜTSCHLI **1876** et **1889**) comme pouvant prendre une part active au processus me semblent simplement le signe de l'établissement d'un nouvel équilibre. Je les comparerais volontiers (en faisant abstraction des phénomènes annexes qui s'y joignent et les compliquent : cyclose, etc.) aux déplacements produits dans une masse liquide pour toute déformation de la paroi du vase. J'ai décrit plus haut les ridements sidérophiles localisés dans la couche ectoplasmique chez les individus vermiformes de *Dendrosomides paguri* (fig. LVI *a* p. 199) ; leur situation constante du côté contracté, ainsi que leur aspect en section mince (fig. LVII *c*), m'engagerait à y voir autre chose que l'effet du ridement passif d'une cuticule, et peut-être l'équivalent des *ondes de contraction* révélées par HEIDENHAIN (**1911**, fig. 386, p. 656) dans les fibrilles des muscles lisses.

§ III. — Mouvement ciliaire

Je serai très bref sur ce sujet, n'ayant pas étudié spécialement le mouvement des cils chez les embryons d'Acinètes ; je dois dire toutefois qu'ils ne m'ont point paru posséder de caractères distinctifs importants vis-à-vis des organes homologues des Infusoires ciliés.

SAND remarque (**1901**, p. 95) que « les cils des embryons sont plutôt

des fouets que des cils » (c'est sans doute pour les rapprocher des *flagelles* de quelques Héliozoaires, comme *Myriophrys paradoxa* Pénard), et que « chez *Ephelota gemmipara*, les cils ondulent et ne battent pas ». Ce dernier caractère (assez exact en effet pour tous les cils longs et fins des embryons rampants) se retrouve identique chez d'autres Infusoires possédant des cils analogues, ainsi en particulier chez les genres parasites à ciliation très dense, comme les *Isotricha*, *Dasytricha* et beaucoup d'*Anoplophrya*. Au contraire, tous les embryons monaxones adaptés à la nage en pleine eau, surtout ceux du genre *Tokophrya*, à ceintures vibratiles peu nombreuses, sont pourvus de cils puissants qui « battent » de la façon la plus typique.

Si l'on observe un de ces embryons (celui de *T. quadripartita*, par exemple), par le pôle apical, on constate aisément ces mêmes *ondes métachroniques* connues depuis Verworn pour l'appareil vibratile des Infusoires ciliés, et l'on a par suite de leur succession très rapide une illusion d'optique semblable à celle produite par le disque des « Rotateurs », (Rotifères) : à savoir celle d'une roue dentée qui tourne à une certaine distance autour du corps de l'animal, sans contact immédiat avec lui. Hickson et Wadsworth ont représenté cet aspect d'une manière intégrale dans l'image donnée par eux de l'embryon à coupe transversale circulaire de *Dendrosoma radians* (**1909**, fig. 2, pl. X). Il s'agit évidemment là d'une simple apparence, tous les cils étant égaux et non soudés entre eux, et ne différant les uns des autres que par leur degré de courbure plus ou moins accusé, à l'instant considéré.

§ IV. — Mouvements des tentacules

A. Différentes formes de mouvements.

Bütschli (**1889**, p. 1860-1861) a proposé de ramener tous les mouvements dont les tentacules des Suceurs se montrent susceptibles à trois catégories : 1° *mouvements de latéralité avec flexion* (courbure en différents sens, ploiement en boucle, enroulement en cor de chasse, etc.) ; 2° *mouvements de latéralité sans flexion* (déplacement pendulaire) ; 3° *mouvements verticaux, selon l'axe* (extension et rétraction).

Les mouvements de la première sorte existent probablement, à des degrés divers de vitesse et d'amplitude, chez tous les Acinétiens. Bütschli a donné (**1889**, p. 1861) la liste des formes les plus remarquables à cet

égard ; j'ajouterai, parmi les espèces plus récemment décrites : *Tokophrya marina* (ANDRUSOV, 1886), *Trichophrya cordiformis* (SCHEWIAKOFF, 1893), *Choanophrya infundibulifera* (HARTOG, 1901) enfin *Acinetopsis campanuliformis* et *Rhynchophrya palpans* (COLLIN 1909 *c*).

On remarquera que parmi ces formes (dans la liste de BÜTSCHLI et aussi dans la mienne) dominent de beaucoup celles à suçoirs peu nombreux, le mouvement actif ayant pour elles l'avantage d'étendre l'aire de capture dans toutes les directions. Comme le dit fort bien PARONA (1881) à propos de son Acinète à deux suçoirs (*Acineta dibdalteriana*) : « les organes s'étant réduits en nombre, les fonctions se sont concentrées et chacun des tentacules vient à jouer un rôle multiple ».

Quant aux mouvements de la deuxième sorte, ou *déplacements pendulaires,* ils se rencontrent chez toutes les formes, mais d'une façon plutôt exceptionnelle, à ce qu'ils m'a semblé, et surtout dans le cas où quelques tentacules accidentellement déviés par le passage d'un Infusoire ou la capture d'une proie (voir SAND 1901, p. 60) ont à reprendre peu à peu leur position normale, c'est-à-dire à s'orienter en direction perpendiculaire à la surface du corps. Le siège du mouvement, dans ce cas, serait d'après BÜTSCHLI (1889, p. 1861) « non pas dans le tentacule lui-même, mais à la surface du corps, au point d'émergence de l'organe ». « De faibles modifications dans la position du point d'origine, dit-il, peuvent naturellement modifier d'une façon considérable la direction du tentacule ».

Sans vouloir nier qu'il puisse parfois en être ainsi, je ne crois pas que l'explication donnée soit appliquable d'une façon générale, car nous voyons le phénomène se produire aussi bien chez des espèces à tégument épais, comme *Discophrya elongata* et *D. Steinii,* que pour les formes à tégument mince, aisément déformable par des mouvements amœboïdes, comme *Metacineta mystacina* et les *Podophrya.* Pour moi, il ne s'agit (le plus souvent du moins) dans les oscillations pendulaires des suçoirs, que d'une *courbure localisée à l'extrême base de ces organes,* c'est-à-dire en somme d'un cas très peu différent des mouvements de la première sorte.

SAND (1901, p. 60) ajoute à ces données, comme un fait d'expérience (?) l'explication suivante : « Le prolongement interne qui fait corps avec le tentacule, exécute chaque fois le même mouvement que lui, mais l'insertion sur la pellicule étant le pivot, la direction du mouvement du prolongement est toujours exactement inverse de celle du déplacement du tentacule ». Un schéma (pl. XXII, fig. 2) illustre cette conception nécessaire

a priori, sans doute, s'il s'agissait d'un axe rigide, indéformable, tel qu'une barre métallique ou une baguette de verre, mais totalement invraisemblable pour un organe aussi souple et flexible que l'est le tube interne, prolongement du tentacule (voir fig. XXVIII *a*, p. 126). Du reste, toutes les fois que j'ai pu observer *in vivo* quelques-uns de ces prolongements (on y arrive assez souvent sur des exemplaires favorables) je n'ai vu *aucune trace* du phénomène que décrit SAND, et je puis affirmer de la façon la plus formelle l'*absolue indépendance des tubes internes* vis-à-vis des déplacements latéraux que peut effectuer (activement ou passivement) la partie libre du suçoir. Le tube interne adhère beaucoup trop au cytoplasme fluide dans lequel il est plongé, pour pouvoir être soumis à quelque autre impulsion que ce soit, et si une cause mécanique pouvait agir sur lui, ce serait bien plutôt la cyclose.

Restent, pour terminer, les *mouvements selon l'axe* (expansion et rétraction) ; ce sont de tous les plus fréquents et aussi les plus remarquables, étant donnée leur amplitude. Aussi bien chez les formes à suçoirs très courts, comme les DENDROCOMETIDÆ, que chez celles à suçoirs très longs atteignant 300 ou 400 μ (soit de cinq à sept fois le diamètre du corps), comme pour les genres *Urnula, Metacineta, Acinetopsis* et *Rhynchophrya*, ces organes paraissent jouir de l'étrange faculté de rentrer en entier à l'intérieur du cytoplasme, à la façon des pseudopodes, et d'en sortir de même par croissance indéfinie, sans changer leur largeur. Il semble que l'on doive admettre, au moins dans ces cas extrêmes, qu'il y a bien réellement apport et retrait de substance dans la masse de l'organe. Mais, si l'on se reporte aux données précédemment acquises au sujet de la structure (chap. II, p. 39), on comprendra sans peine que cette variation de masse ne peut guère être attribuée qu'à la substance liquide comprise entre les deux membranes (tube externe pelliculaire et paroi du canal), c'est-à-dire au plasma cortical.

Du reste, les apparences précises du phénomène vérifient cette conclusion : on sait depuis longtemps (ZENKER **1866**, chez *Choanophrya*) que dans la rétraction vive des tentacules très contractiles, la gaine se plisse en accordéon, le tube interne demeurant tendu, et que par contre dans la rétraction lente (HERTWIG **1876**, chez *Ephelota gemmipara ;* ENTZ **1879**, chez *Acineta tuberosa*) le profil de l'organe se conserve rectiligne et qu'aucun plissement n'intervient. Or, si toutes les parties de l'organe se résorbaient pareillement dans la substance du corps, comme ferait un appendice de sarcode homogène, il ne devrait jamais se former la moindre

ride, quelle que soit la vitesse du mouvement effectué. Si au contraire nous supposons la pellicule capable de s'étirer ou de se raccourcir, en vertu de son élasticité propre, sans que sa masse varie, on comprendra sans peine pourquoi, dans la rétraction vive, elle s'affaisse sur elle-même, tandis que, dans la rétraction lente, elle arrive à s'adapter à la diminution progressive de longueur de l'organe, à mesure que se retire le plasma cortical. Beaucoup de corps visqueux sont ainsi rétractiles avec une certaine lenteur et incapables de mouvements tout à fait instantanés (1).

Divers auteurs et en particulier FRAIPONT (1877-78) pour les tentacules préhenseurs de sa « *Podophrya truncata* » (= *Ephelota*), SAVILLE-KENT (1880-82) pour les suçoirs de *Discophrya elongata*, sans doute aussi ROBIN (1879) pour *Acinetopsis rara*, ont cru à l'existence d'une délicate « fibrille » ou « membrane ondulante » spiralée, tordue de bas en haut tout autour de l'appendice. G. ENTZ parle même, pour *Acineta tripharetrata*, de deux fibrilles distinctes entrecroisées et enroulées en sens inverse, et les représente sur ses dessins (1902, pl. V, fig. 8). En réalité ces fibrilles (que l'on veuille ou non s'en servir pour expliquer, avec FRAIPONT, la contractilité des suçoirs), n'ont aucune existence effective, ainsi que j'ai pu m'en assurer sur la totalité des formes que j'ai eu l'occasion d'étudier. Elles résultent, comme l'avait déjà fort bien remarqué MAUPAS (1881, p. 237), d'une simple illusion produite par le plissement spiralé de la gaine tentaculaire. En aucun cas, la présence d'un élément structural plus dense, qui ne manquerait pas d'être électivement colorable par la méthode de Heidenhain, n'a pu être remarquée.

B. MÉCANISME DU MOUVEMENT (THÉORIE DE LA CONTRACTION).

Les diverses interprétations qui ont été données des mouvements des tentacules sont naturellement en rapport fort étroit avec l'idée que l'on s'est fait de leur structure intime.

C'est ainsi que les plus anciens auteurs : EHRENBERG, DUJARDIN, STEIN et même MAUPAS (pour une partie au moins des Acinètes) considérant les suçoirs comme de simples baguettes massives de plasma, homologuaient leur mode de contraction avec celui d'un pseudopode. HEI-

(1) Quoi qu'en ait dit HERTWIG (1876, p. 35) les tentacules suceurs d'*Ephelota gemmipara* sont susceptibles, comme les autres, de se plisser fort nettement pendant la contraction, et sur l'une de ses propres figures (Pl. I, fig. 12) ou distingue (marqués de la lettre *s*) deux organes tubulaires à rides transversales et qui sont, sans aucun doute, des suçoirs très rétractés. Cet aspect se retrouve également, quoique moins accusé, sur ma fig. LXXVII *b*, (p. 289) qui concerne la même espèce. (Voir aussi fig. LXXIII *a* et *b*, p. 269).

DENHAIN (**1911**, p. 994, etc.) est revenu sur ce sujet en partant des mêmes données : ses observations personnelles ne lui ayant révélé chez *Metacineta mystacina*, et chez une *Podophrya* (ou *Sphærophrya* ?) aucune trace de structure (ni pellicule, ni canal interne), dans les suçoirs, il en conclut que ces organes sont des filaments plasmiques massifs et homogènes, doués d'une certaine rigidité et « comme tracés au tire-ligne ». Dès lors il applique à toute leur masse, comme à un pseudopode de *Dactylosphærium* ou de *Difflugia*, sa théorie des « protomères », éléments submicroscopiques à orientation définie, et de la « contraction par ondes ». Nous reviendrons plus loin à cette explication ; mais, sous la forme même où l'auteur la présente, elle ne saurait être acceptée, puisqu'elle s'appuye sur des données morphologiques que j'ai montré plus haut (chap. II, p. 43) être fort inexactes.

On peut faire le même reproche aux deux théories adverses émises par SCHÄFER (**1904**) et PÜTTER (**1904**), surtout pour expliquer le mouvement des cils vibratiles, mais aussi (par comparaison) celui des suçoirs d'Acinètes. Pour le premier des deux auteurs, *cil* et *suçoir* sont au fond identiques et constitués l'un et l'autre par une évagination en doigt de gant du tégument superficiel ; leurs mouvements seraient causés par afflux ou par retrait de la masse liquide interne en continuité directe avec le plasma du corps. Les flexions proviendraient soit de l'inégale épaisseur des parois du tube sur ses différentes faces, soit d'un renforcement spécial suivant une ligne spiraloïde. Pour PÜTTER au contraire, *cils* et *suçoirs* s'opposent comme ayant une structure précisément inverse : le cil serait formé d'un axe solide de plasma réfringent, jouant le rôle passif de ressort antagoniste, et d'une couche corticale fluide qui représente à elle seule l'élément contractile ; le tentacule serait comparable à un cil « dont l'axe aurait disparu pour faire place à un canal », étant en même temps supplée, dans son rôle mécanique, par une enveloppe pelliculaire. Et l'auteur de conclure (p. 33) : « De même qu'au principe du *squelette externe* des Arthropodes s'oppose celui du *squelette interne* des Vertébrés, ainsi à la cuticule *extérieure* de soutien des suçoirs d'Acinètes s'oppose le soutien *intérieur* formé par l'axe des cils ».

SCHUBERG (**1905**) à la suite de ses belles recherches sur la structure des cils de divers Infusoires ciliés (Stentors et Paramécies), par la méthode d'imprégnation de Golgi et Cajal, adopte complètement l'hypothèse théorique de PÜTTER, contre celle de SCHÄFER, mais réserve son opinion pour les tentacules d'Acinètes qui n'ont, dit-il, rien de comparable avec

les Cils « ni au point de vue morphologique, ni au point de vue physiologique ».

Koltzoff (**1906**), comme conclusion à son travail sur la forme et les mouvements des spermies des Décapodes, fait une revue complète de tous les organites mobiles, intra ou extra-cellulaires. Partant du même principe que Pütter et Schuberg, il considère que toute substance *solide*, c'est-à-dire douée par elle-même d'une forme définie (donc possédant un coefficient d'élasticité positif) ne saurait être autre chose qu'un « squelette morphogène » (*formbestimmendes Skelet*) vis-à-vis du plasma *liquide* du reste de la cellule. Le rôle de ce squelette pendant la contraction consiste à transformer en « *mouvement ordonné* » (c'est-à-dire orienté dans un sens défini) la contractilité diffuse de la masse sarcodique amorphe (1). En appliquant cette théorie aux tentacules des Acinètes, Koltzoff suppose partout la présence d'un squelette spiralé qui aurait été vu par Hertwig (**1876**, pl. II, fig. 8) sur les « suçoirs » d'*Ephelota*. Or, d'une part, la figure citée ne se rapporte nullement aux suçoirs (Saugröhrchen) ainsi que l'a cru le savant russe, mais bien aux appendices préhenseurs (Fangfäden) qui sont d'aspect tout différent ; d'autre part, le prétendu squelette n'a d'existence réelle sur aucun tentacule d'Acinète, suceur ou préhenseur ; comme je l'ai dit déjà (p. 283), il n'est qu'une illusion causée par les plis spiralés que forme la pellicule.

J'avais tenté moi-même (**1907**, p. XCVII) d'adapter la théorie de Koltzoff à la structure vraie des suçoirs, en supposant leurs mouvements causés par la contractilité diffuse du plasma cortical enfermé entre deux tubes inertes, réunis par leur bord supérieur : la *paroi du canal interne* et le *manchon pelliculaire*. J'ai dû renoncer depuis à cette explication, qui était toute provisoire et ne s'est point montrée d'accord avec les résultats obtenus par l'étude *in vivo* sur des espèces plus favorables qu'*Ephelota gemmipara*.

Comme on l'a vu plus haut, au sujet de la succion (chap. VII, p. 265), il existe bien certainement, quand l'Acinétien s'incorpore la substance de sa proie, des mouvements péristaltiques de la paroi du tube interne ; or ceux-ci ne sauraient être causés que par la contractilité propre de la substance du tube et non par le mouvement d'afflux ou de reflux du plasma cortical. De même, il n'y a pas d'autre explication possible du remar-

(1) Ce point de vue était déjà celui adopté par Leydig (**1885**) puis par Bütschli (**1901**). Il semble dominer dans les travaux récents (voir en particulier : Prowazek **1910**, p. 80 et suiv.) et s'oppose au principe de la *contractilité des fibrilles* soutenu par Engelmann, Ballowitz, von Brünn, Duboscq (**1907**), etc.

quable élargissement en entonnoir de la partie distale des très larges tentacules de *Choanophrya*, mouvement bien décrit par ZENKER (1866), revu et confirmé par HARTOG et par moi. J'ai retrouvé ce curieux mouvement chez *Rhynchophrya palpans* (fig. XCVIII, p. 375), dans des conditions identiques. Il était donc tout indiqué de songer au même mécanisme pour tous les déplacements quelconques accomplis par les tentacules en dehors de la succion : extension et rétraction, flexion dans les différents sens, déplacement pendulaire, etc.

ZENKER, pour expliquer ces mouvements, supposait comme nécessaire l'existence d'une musculature complexe, à la fois longitudinale et transversale, alors qu'il nous paraît aujourd'hui bien établi que la paroi contractile n'est qu'un tube de sarcode homogène, sans aucune trace de fibrilles optiquement décelables. Néanmoins, le sens constant de la contraction comme aussi la forme linéaire de l'organe (car c'est le tube interne qui sert de *squelette* au tentacule, en même temps qu'il en est l'élément moteur) obligent à supposer qu'il s'agit d'un *sarcode orienté*, comme est celui d'un pseudopode, d'un axe de cil ou de flagelle, ou d'une fibrille musculaire ; c'est-à-dire que les particules de la substance qui le compose (« *inotogmes* » d'ENGELMANN ou « *protomères* » de HEIDENHAIN) se trouvent toutes disposées parallèlement, dans une direction définie qui est l'axe de l'organite et forment par leur alignement comme une série de fibrilles idéales *capables de contraction propre*. Cette structure d'ordre moléculaire, non visible par nos moyens optiques, constitue ce que HEIDENHAIN appelle la « *structure métafibrillaire* » (1911, p. 977 et suiv.).

Si au lieu d'appliquer l'idée de cette structure au tentacule entier considéré comme *organe homogène*, ainsi que l'a cru devoir faire l'éminent professeur de l'université de Tubingue, nous la restreignons à la seule paroi du tube interne, tous les mouvements les plus complexes du tentacule se trouveront sans peine expliqués.

HEIDENHAIN a montré (1911, p. 1002 et suiv.) comment l'effet produit par les ondes de contraction sur un axe massif, tel que celui d'un cil ou d'un flagelle, varie à l'infini selon le rythme, la fréquence ou la longueur des ondes, ou encore et surtout selon leur point d'application : si tous les éléments, se contractent à la fois, il y aura *raccourcissement de l'organe selon son axe*, sans changement de position. Si au contraire la contraction se localise d'un seul côté, dans les éléments métafibrillaires d'une seule face, il y aura *courbure* du côté qui se contracte, courbure plus ou moins prononcée et plus ou moins brusque, selon que les ondes elles-

mêmes se propagent plus ou moins loin, ou bien prendront naissance en tel ou tel point de l'organe. Si enfin elles restent limitées à l'extrême base de celui-ci, le mouvement décrit sera précisément le mouvement pendulaire. La théorie ne perd rien de sa valeur probante si les ondes de contraction, au lieu de se produire à l'intérieur et sur la surface d'un cylindre massif, ont pour siège la paroi d'un tube (1).

On a souvent parlé de « torsion spiralée » des suçoirs, pendant la rétraction, ces organes prenant la forme en zigzag ou en tire-bouchon. Très fréquemment pareil aspect n'existe que pour la gaine, le tube interne restant droit (fig. LXXVII *b*, p. 229) ; plus rarement il y a courbure de l'organe tout entier, y compris le tube interne (fig. XCII *b*, p. 354). Dans le premier cas, c'est là un effet mécanique résultant de la contraction du tube, et pareil à celui dont j'ai démontré l'existence dans la partie basale du corps chez certains Vorticelliens à myonèmes très développés, tels que les *Opercularia Faurei* et *medians* (COLLIN **1909** *f*, fig. 1 et 2 et p. XXV). Dans le second cas, on doit recourir à l'hypothèse de la contraction par ondes métachroniques se succédant en ordre inverse sur les différentes faces de l'organe, comme celles qui parcourent la surface d'une membrane ondulante, d'un cil ou d'un flagelle (voir HEIDENHAIN **1911**, p. 1004 et fig. 610). Un résultat pareil pourrait d'ailleurs être obtenu, si l'on suppose la paroi du tube lésée par endroits, de façon à donner une contraction discontinue, par segments indépendants. Et de fait, la torsion en zigzag extrêmement rare, je crois, pendant les stades normaux, devient des plus habituelles sur les exemplaires en nécrose; les tentacules qui l'éprouvent montrent souvent beaucoup de peine à reprendre leur aspect rectiligne, si même ils le reprennent.

Comme le remarque avec raison HARTOG (**1901**, p. 372) il n'y a, en tous cas, jamais rotation de l'organe, mais simplement torsion sur place, chacune des différentes surfaces restant tournée du même côté. L'auteur en a acquis la preuve en étudiant pendant leurs mouvements d'extension et de rétraction, des tentacules de *Choanophrya* sur lesquels se trouvaient fixés des débris ou des Bactéries. J'ai pu faire, pour ma part, sur cette espèce aussi, des constatations identiques (fig. XXIII *f*,

(1) MARTIN (**1909** *c*) a voulu tenter d'attribuer à l'action de « myonèmes » les mouvements des tentacules et de la trompe des *Ophryodendron*, et en particulier de *O. abietinum*, qu'il a plus spécialement étudié. D'après la brève description qu'il en donne (p. 640) accompagnée de deux figures (p. 639, texte fig. 1 *a* et *b*), il ne paraît pas douteux que l'auteur n'ait eu affaire simplement aux tubes internes, très colorables, comme il le dit, « par l'éosine », et non à des éléments musculaires spéciaux qui n'existent pas là plus qu'ailleurs.

p. 114) ; la même chose s'observe d'ailleurs dans la contraction d'un flagelle ou d'un style de Vorticellien.

J'ai parlé jusqu'ici, d'une manière exclusive, des mouvements des suçoirs, négligeant à dessein tous les phénomènes présentés par les appendices préhenseurs des EPHELOTIDÆ. La structure est différente dans un cas et dans l'autre, mais les données mécaniques du problème sont néanmoins très comparables. Au lieu d'un axe tubulaire unique, se reliant par son bord supérieur avec la pellicule, il existe ici *plusieurs axes* (de un à quatre en général) non fixés supérieurement (1).

En dehors de la façon dont se comportent vis-à-vis des colorants (chap. II, p. 54) ces organites pareils aux substances musculaires, il est quelques observations faciles à effectuer *in vivo* et dont le résultat m'a paru très convaincant. L'eau de mer diluée, appliquée avec certains ménagements, constitue un moyen fort commode pour éclaircir par gonflement le corps souvent opaque d'*Ephelota gemmipara* et pour faire apparaître les filaments axiles. Dans ces conditions, la pellicule s'altère et se liquéfie souvent par places, mais les mouvements persistent pendant un certain temps, de même que dans les spermies géantes de *Vivipara contecta* (Paludine) étudiées par VON BRÜNN (**1884**) puis par DUBOSCQ (**1907**). Or j'ai vu, par exemple, sur un tentacule préhenseur dont la couche corticale rompue avait mis entièrement à nu, sur une certaine longueur, le filament axile unique (c'était un appendice jeune), j'ai vu, dis-je, à plusieurs reprises des flexions latérales suivies de redressements, *avec incurvation prédominante de la partie lésée* (fig. LXXVII *e*, p. 289). J'en conclus que l'axe sidérophile est la seule partie active pendant la contraction, et son rendement plus grand sur le point dénudé provient précisément de l'absence en ce point de toute force antagoniste, comme celle causée par l'inertie de la gaine pelliculaire.

Si l'eau de mer diluée agit trop brusquement, elle provoque la dégénérescence plus rapide des appendices, elle aussi très instructive : on voit, dès le premier contact du liquide hypotonique, chacun des organes préhenseurs subir une rétraction très vive, avec mouvement serpentiforme (fig. LXXVII *f*), par contractions métachroniques ; puis la pellicule se rompt, mettant en liberté les granules adhésifs qui couvraient sa surface (granules représentés en noir sur la fig. LXXVII *c* à *i*, mais seulement très

(1) Ce dernier point importe peu, car leur action d'ensemble sur la masse de l'appendice s'explique assez par « adhérence de contact » avec le plasma cortical, au sein duquel ils sont plongés. Les filaments axiles des « Fangfäden » sont donc libres en haut, mais fixés par en bas (chap. II, p. 55), à l'inverse précisément des tubes internes des suçoirs qui sont libres en bas, mais fixés par en haut.

réfringents), et le filament axile se raccourcit en tendant vers la base de l'organe, d'un mouvement propre évident, et enfin se désorganise : toute la région distale en contact avec l'eau se fragmente en bâtonnets, lesquels, se liquéfiant, s'arrondissent en sphérules (fig. LXXVII *g*, *h*, *i*).

La contraction étant ainsi, sinon entièrement expliquée dans son mécanisme intime, du moins localisée avec autant de précision qu'on peut le faire actuellement, il me reste à ajouter quelques mots au sujet

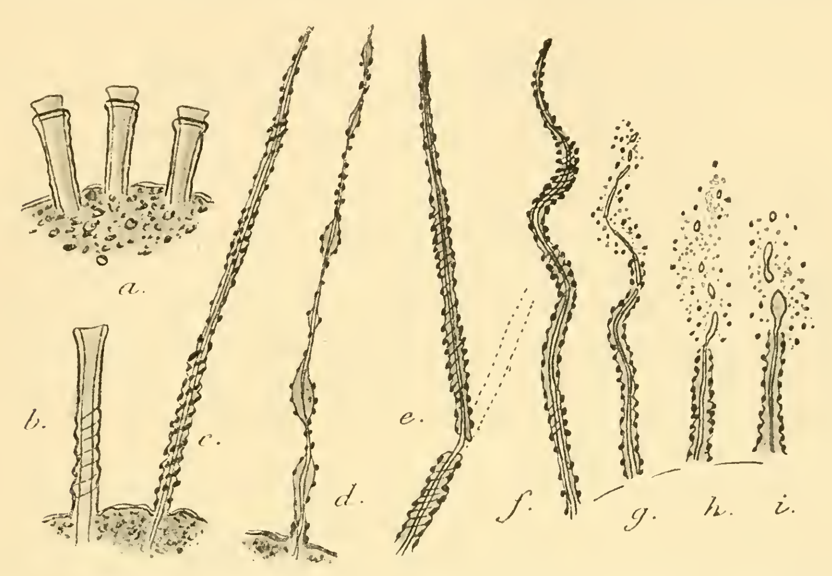


FIG. LXXVII. *Ephelota gemmipara* (HERTWIG.). *viv.* (× 1000) ; *a*, tentacules suceurs anormaux à double pavillon ; *b*, tentacule suceur plissé pendant la rétraction ; *c*, appendice préhenseur avec zones de contraction ; *d*, un autre avec altérations vésiculeuses localisées ; *e*, flexion d'un appendice au point de rupture de la gaine (fil axial mis à nu) ; la ligne double ponctuée indique la position primitive de l'organe ; *f*, *g*, *h*, *i*, phases successives de destruction d'un appendice préhenseur en milieu hypotonique (libération des « klebkörner » et émiettement du fil axial).

de l'extension des appendices et des suçoirs. Comme l'a remarqué ZENKER (1866), celle-ci ne peut-être attribuée à la pellicule d'enveloppe, puisque, sur l'animal mort, ces organes restent contractés ; d'ailleurs, l'élasticité du manchon pelliculaire est faible, ainsi que nous l'avons vu plus haut, et son point mort est bien plutôt à l'état rétracté. Par contre, l'organe actif du tentacule, c'est-à-dire l'axe musculaire doit par lui-même, une fois la vague de contraction passée, tendre à récupérer sa longueur primitive par simple « décontraction ». Mais surtout un facteur entre en jeu, jusqu'à présent trop négligé : c'est la tension propre du corps cellulaire, par rapport au milieu qui l'entoure, pression de *turgescence*, qui doit agir surtout sur les points les plus faibles de la membrane enve-

loppante, ou plus exactement sur ceux qui sont capables d'être refoulés vers l'extérieur, tel le piston d'un corps de pompe dans lequel on introduit la vapeur d'eau sous pression. Or, c'est ainsi précisément qu'on doit concevoir le suçoir à l'état rétracté, et si l'organe ne s'étend plus sur l'animal mort ou fixé, c'est qu'il n'y a plus de turgescence. Ce serait donc l'afflux spontané du plasma cortical qui déterminerait l'extension, d'une façon partielle au moins.

§ V. — Mouvements des vacuoles contractiles

A. Mécanisme des pulsations (*Systole et diastole*).

Ici, comme chez les Infusoires ciliés, la *systole* est en général un mouvement brusque, vidant la vacuole à fond chez les exemplaires bien portants, et au contraire plus lent et d'ordinaire inachevé chez ceux qui souffrent déjà d'une nécrose commençante ; de sorte que l'on peut, par le seul examen des phénomènes de pulsation, acquérir une idée très exacte des conditions bonnes ou mauvaises où se trouve l'infusoire observé. C'est là un critérium souvent assez précieux, pour l'étude d'êtres immobiles, comme le sont les Acinètes.

Longtemps, on a fait reposer sur les « propriétés générales de contractilité du plasma » l'explication physiologique du mouvement de systole, et Maupas en particulier (**1876**, p. 413 et 415) a soutenu cette opinion. Bütschli par contre s'en est déclaré l'adversaire, s'appuyant surtout sur ce fait que la vacuole se forme au sein d'un plasma quelconque, plasma cortical ou endoplasme, « au sein duquel on n'a jamais observé aucune contraction vive » ; il propose d'y substituer (avec raison, je crois) une théorie purement physique, basée principalement sur les lois de la tension moléculaire à la surface des liquides (voir **1887-89**, p. 1381 et suiv.). Cette tension est, comme on sait, pour toute masse liquide sphérique, inversement proportionnelle au diamètre de la sphère considérée ; on peut donc assimiler la vacuole « contractile » qui se vide dans le milieu extérieur par son pore ou canal, à une gouttelette d'extrêmement faibles dimensions (donc à tension superficielle énorme) qui rencontre par contact une goutte incomparablement plus grande (donc à tension superficielle très faible) et s'y vide par confluence.

Mais puisque le phénomène n'a lieu que d'une manière alternative et qu'à chaque pulsation une gouttelette se reforme pour la systole sui-

vante, on doit nécessairement penser que le contact avec l'extérieur est un contact *intermittent* ; Bütschli l'explique par la présence d'une lamelle très fine de plasma qui sépare chaque vacuole néoformée du milieu extérieur, en obstruant l'orifice interne du canal, puis se distend par suite de l'accroissement même de la goutte vacuolaire et crève enfin à la systole. Cette hypothèse est pleinement d'accord avec les conceptions actuelles sur l'existence nécessaire et constante d'une paroi de la vacuole, ayant à peu près la nature des « membranes haptogènes » (chap. II, p. 62) ; et quand cette membrane se rompt, nous pouvons ajouter sans crainte qu'il s'agit d'un phénomène de décoagulation par pression, comme ceux déjà cités au sujet du tégument.

Un aspect particulier que l'on peut fort bien observer sur tous les Suceurs à tégument mince, consiste dans la formation, au moment même de la systole, d'une dépression superficielle juste en face de l'endroit où se trouvait la vésicule. Bütschli l'avait déjà remarquée et figurée (**1877**, pl. I fig. 1.6) chez *Metacineta mystacina* et l'attribue à la pression du liquide expulsé entre la coque et la paroi du corps, plus vite qu'il ne parvient à s'écouler. Cette tentative tombe d'elle-même devant le fait certain que Maupas (**1876**, p. 413) avait réussi à faire une remarque identique chez un Acinétien sans coque : *Podophrya Maupasii* et que j'ai renouvelé moi aussi cette même observation chez d'autres formes similaires : *Podophrya fixa*, *Tokophrya infusionum* et une *Sphærophrya* sp., ainsi que sur la variété *fœtida* (d'eau douce) d'*Acineta tuberosa*. Il existe, il est vrai, dans ce dernier cas, une loge ; mais la vacuole pulsatile, par suite de sa position apicale constante, s'ouvre toujours directement à l'extérieur et non dans l'intervalle compris entre le corps et l'enveloppe protectrice, comme chez *Metacineta*.

C'est sans doute un phénomène d'ordre assez comparable que Sand a signalé (**1901**, p. 62) chez *Podophrya Sandi*, sous le titre fort expressif d' « enfoncement compensateur » ; à ceci près toutefois que, suivant l'auteur belge, l'enfoncement aurait lieu « en un endroit variable de la surface du corps ». Ce détail, à mon avis, doit être contesté, au moins provisoirement, non seulement comme contraire aux observations effectuées par Maupas, par Bütschli et par moi, d'une manière concordante, mais encore et surtout parce qu'ainsi envisagé l' « enfoncement compensateur » devient inexplicable au point de vue mécanique et perd toute raison d'être. Au contraire, en face de la vacuole et en cet endroit seulement, sa présence s'interprète sans peine comme

résultat d'un affaissement causé par la soustraction même du liquide expulsé ; chez les formes à tégument épais, peu flexible, telles que les *Discophrya*, la déformation légère causée par la systole se répartit sans doute sur une plus grande surface et devient inobservable (1).

Le mouvement inverse de la systole, c'est-à-dire la *diastole* ou réapparition progressive d'une nouvelle vésicule à la place de l'ancienne, peut s'opérer, suivant les cas, de deux façons distinctes : tantôt, le liquide surabondant qui imbibe le plasma commence par s'amasser en gouttelettes multiples, « mal définies d'abord et très petites », dont le nombre « varie d'une diastole à l'autre » ; elles grossissent rapidement, tandis que par là même leurs parois s'amincissent et elles finissent par se confondre. C'est ce que Maupas (1876) a fort bien vu chez *Podophrya Maupasii* (2) et plus tard (1881) chez une forme marine à pulsations très lentes : *Acineta Jolyi*. Tantôt au contraire, il semble que la vacuole reparaisse comme une sphérule liquide unique, « située toujours au même endroit du corps et grossissant régulièrement». C'est ce que Keppen indique (1888, p. 13) d'une manière très formelle, pour *Acineta papillifera*, et c'est aussi la description donnée par Sand (1901, p. 79) pour les espèces nombreuses qu'il a eu l'occasion d'observer.

Sand (*ibid*, p. 78) semble vouloir opposer l'un à l'autre chacun de ces deux modes, comme répondant à une structure différente de la vacuole contractile : chez les espèces pourvues d'un canal excréteur, la vacuole aurait une paroi propre « permanente » (?) et se reformerait par une sphérule unique ; au contraire chez les espèces sans canal excréteur (sans doute pourvues d'un simple *pore*), il y aurait vacuoles multiples, par l'absence de paroi propre. C'est là, à mon avis, une schématisation hâtive et en même temps très peu conforme à l'ensemble des faits établis ; car Wrzesniowsky, par exemple (1877), chez *Discophrya Lichtensteinii*, a décrit en même temps l'existence très constante d'un canal excréteur pour chacune des vacuoles que possède cet Acinète et la reformation de chacune d'elles par vésicules multiples. J'ai moi-même observé pareil fait chez les autres espèces du genre (*D. Steinii*, *D. cybistri*, *D. acilii*, *D. elongata*, etc.) à cette différence près que l'existence de vacuoles annexes y est très inconstante ; on peut donc observer à loisir,

(1) Voir un fait de même nature indiqué par Pénard (1889), pour les Héliozoaires : les figures en ont été reproduites, et en même temps schématisées par Delage et Hérouard (1896, p. 157).

(2) Sand (1901, p. 78) écrit, en citant le passage auquel je viens de faire allusion : « *Podophrya fixa* ». Or, en 1876, Maupas n'avait jamais encore observé cette dernière espèce, ainsi qu'il le reconnaît lui-même expressément (1881, p. 309).

dans ce cas, chez une seule et même forme, les deux modalités diverses du phénomène de diastole. Par contre, chez les *Tokophrya* (*T. quadripartita*, *T. cyclopum* et *T. infusionum*), et chez *Acineta tuberosa*, var. *fœtida*, j'ai presque toujours trouvé les vacuoles annexes, et ces espèces possèdent, ainsi que je l'ai dit plus haut, un canal excréteur parfaitement défini (chap. II, p. 59).

Sand décrit et figure en détail, pour *Podophrya Sandi* (**1901**, p. 79 et pl. X, fig. 8 à 11) une très curieuse « émigration » de la vacuole, qui s'allonge et s'étrangle en haltère, pour se porter vers la surface, où ses deux moitiés viennent alors éclater successivement. Je puis confirmer aussi l'existence de ce phénomène auquel j'ai assisté souvent, chez *Podophrya fixa*, surtout chez les embryons (voir fig. XL *e*, p. 156), qui, par leur transparence extrême, se prêtent mieux à l'examen. Il en est de même des retards de pulsation signalés par Maupas (**1881**, p. 414) chez *Podophrya Maupasii*, où quelques vacuoles annexes continuent parfois à s'accroître pendant un temps plus ou moins long sans s'être fusionnées, leur contenu n'étant expulsé qu'après deux ou trois diastoles. Tous ces aspects divers s'expliquent sans aucune peine par les circonstances différentes et variables qui accompagnent la formation des vacuoles annexes, telle que leur situation profonde ou superficielle, la plus ou moins grande consistance du cytoplasme ambiant et sa richesse en eau, enfin leur éloignement les unes par rapport aux autres. Une seule chose est constante chez toutes les formes pourvues d'un canal bien développé : à savoir la naissance d'une vésicule formatrice principale, qui reparaît toujours au même point précis, au contact immédiat de l'orifice interne du canal excréteur sans accomplir de migration.

B. Rythme des pulsations.

Le rythme des pulsations, c'est-à-dire l'intervalle de temps qui sépare l'une de l'autre deux systoles consécutives, est susceptible de varier dans d'assez larges proportions, d'une part sous l'influence immédiate des conditions ambiantes (salinité, température, etc.), d'autre part suivant les facteurs intrinsèques, spécifiques ou individuels, de l'être considéré.

J'insisterai fort peu sur les faits concernant la première catégorie (influences extérieures), car ils sont pour la plupart bien connus et, de plus, communs non seulement aux Infusoires (Ciliés et Acinètes),

mais à l'ensemble des Protistes. C'est ainsi que l'on sait qu'un accroissement de température rend les pulsations plus rapides, en augmentant l'intensité des échanges, et qu'au contraire le froid tend à placer l'être dans des conditions d'inertie et de ralentissement vital qui retentissent nécessairement sur le nombre des pulsations et accroissent leur intervalle. De même, il est connu depuis assez longtemps que la forte salinité du milieu diminue le nombre des pulsations et que celles-ci sont à la fois très lentes et très espacées chez tous les Infusoires marins. Chez une seule et même espèce, *Acineta papillifera*, KEPPEN (1888) donne pour les exemplaires marins de la côte de la mer Noire, une durée de quinze minutes entre deux pulsations (dont deux minutes pour la systole), tandis que MARTIN (1909 *a*), sur des exemplaires d'estuaire, par conséquent d'eau presque douce, trouve une pulsation par minute (1).

Beaucoup plus intéressante est, au point de vue spécial qui nous occupe ici, l'influence de ce que j'ai appelé les « facteurs intrinsèques » sur le rythme des pulsations. Il est *a priori* probable qu'en vertu de son chimisme propre, de la perméabilité spéciale de son système tégumentaire, et de beaucoup d'autres conditions qu'il resterait à préciser, chaque espèce d'Acinètes possède un rythme défini des pulsations vacuolaires, quelque peu différent de celui d'autres espèces placées dans le même milieu. C'est là ce que j'appellerais son rythme spécifique ; bien qu'ayant déjà réuni çà et là quelques observations sur ce point, je ne possède pas encore un ensemble de données suffisant pour mériter l'énumération détaillée. Et surtout la question se complique du fait qu'il existe aussi un rythme individuel, variable au cours du cycle évolutif, de sorte que pour prendre des numéraions valables, pour le rythme spécifique, il importe tout d'abord de ne comparer entre eux que des exemplaires parvenus au même point du cycle.

KEPPEN, en effet, a le premier remarqué (1888) pour *Acineta papillifera* marin, que la rapidité des pulsations se trouve notablement plus grande chez l'embryon que chez l'adulte, l'intervalle entre deux systoles étant, par exemple, de huit minutes, au lieu de quinze minutes, pour la larve encore contenue dans la cavité maternelle. De même FLORENTIN (1899) pour *Acineta tuberosa*, var. *fœtida*, des mares salées de Lorraine, évalue ce même intervalle, chez les jeunes exemplaires fixés, à une, deux ou six minutes au plus, au lieu de vingt minutes chez les exemplaires âgés; une autre fois, il observa un intervalle de six minutes pour le parent

(1) ZUELZER (1910) observe des faits analogues pour la vacuole pulsatile des amibes.

et de quatre seulement pour l'embryon inclus. J'ai obtenu souvent des rapports similaires et même plus significatifs encore (pulsations deux ou trois fois plus rapides) du parent à la larve, pour les espèces d'eau douce, entre autres *Tokophrya cyclopum*, *T. quadripartita*, *T. infusionum*, *Discophrya elongata* et *D. Steinii*, *Dendrocometes*, etc. ; je ne doute en aucune façon qu'il ne s'agisse ici d'une loi très générale.

Ce nous est une nouvelle preuve du rajeunissement physiologique profond éprouvé par l'embryon par rapport à son parent, fait sur lequel j'ai insisté déjà (**1908**, p. XXXVI et **1911**, p. 492), en partant d'autres points de vue.

CHAPITRE IX

ADAPTATIONS BIOLOGIQUES

§ I. — Répartition géographique

La répartition des familles, genres et espèces de Tentaculifères à la surface du globe terrestre est un problème beaucoup trop vaste pour pouvoir être même entrevu à la lumière des documents épars qui constituent la somme de nos connaissances actuelles sur ce point important.

En dehors des pays d'Europe (et encore par ceux-ci faut-il entendre surtout des régions fort limitées autour de quelques grands centres) nous ne possédons aucune recherche faunistique tant soit peu considérable, pour le groupe qui nous occupe. Nul doute que beaucoup d'Acinètes (tant parmi les espèces marines que parmi les formes d'eau douce) n'aient une aire de dispersion très vaste. Sand (**1901**, p. 153) en a donné quelques exemples intéressants qui justifient ses conclusions contre Mereschkowsky (**1880**) ; mais il faut songer aussi que les cas de commensalisme et de parasitisme plus ou moins spécifique étant fort répandus ici, la dispersion géographique d'un certain nombre de Tentaculifères peut se trouver limitée par la dispersion même de leurs hôtes. Ce sera l'objet des recherches de l'avenir de montrer quelle peut être, dans ce cas, la part des *phénomènes de suppléance*.

Certaines formes ne sont connues encore que de pays fort lointains : des lacs de la Patagonie (Entz **1902**), ou de l'Afrique sud-orientale allemande (Daday **1910**) et parmi les cinq espèces observées par Schröder (**1907**) dans un matériel provenant des régions antarctiques, quatre formes sont nouvelles, tandis que la cinquième n'est autre que la vulgatissime

Ephelota gemmipara. Mais vouloir tirer de ces faits, pour l'instant, une conclusion quelconque serait prématuré, si l'on songe à la facilité très grande avec laquelle on découvre espèces et genres nouveaux (pour peu qu'on veuille les rechercher) dans notre vieille Europe, soit au proche voisinage de stations maritimes bien connues, comme Banyuls et Roscoff, soit même parmi la forme d'eau douce, infiniment mieux explorée.

§ II. — Répartition œcologique

La distribution des Suceurs selon les qualités diverses du milieu qui constituent les « *stations* » (répartition œcologique) présente un tout autre intérêt et peut être dès maintenant assez bien déterminée.

La faune des formes d'eau douce et celle des formes marines s'équivalent à peu près par le nombre et la variété (76 espèces pour la première, contre soixante-treize pour la seconde) et, comme le remarque SAND (**1901**, p. 154), « peu d'espèces leur sont communes ». L'eau saumâtre paraît posséder en propre une petite faunule spéciale (trois sp. d'après SAND, p. 179). Quant à l'espèce unique : *Sphærophrya parva,* rencontrée (en un seul exemplaire du reste) parmi les mousses humides (GREEFF **1888**) il me paraît exagéré d'en faire avec cet auteur un représentant de la « faune terrestre » (Binnenlandfauna), d'autant plus que son autonomie comme forme spécifique est peut-être discutable et que rien n'indique qu'il ne s'agisse d'un kyste apporté par le vent, s'ouvrant là par hasard. La prétendue espèce ne semble présenter d'ailleurs aucune adaptation spéciale au milieu qu'on lui assigne, comme en montrent par exemple *Amœba terricola* ou divers autres Rhizopodes.

L'existence *planktonique* est un mode de vie très rare chez les Acinétiens ; elle n'apparaît parmi eux qu'à l'état d'exception. Seules quelques formes aberrantes semblent vraiment spécialisées dans ce sens, telles que *Staurophrya elegans* (ZACHARIAS **1893**, **1894** ; VOIGT **1902**, etc.) peut-être aussi *Tetraedrophrya planktonica* (ZYKOFF **1902**). Quant au genre *Astrophrya* créé par AWERINZEW (**1904**) pour un seul exemplaire trouvé dans le plankton de la Volga, le revêtement de particules sableuses qui recouvre tout le corps empêche d'y voir un vrai « Planktonte », et tendrait à faire penser qu'il s'agit bien plutôt d'un organisme à vie benthique, assez peu différent en somme, au point de vue biologique, des formes les plus affines morphologiquement parlant, telles que les *Trichophrya, Dendrosoma radians* et *Lernæophrya.*

Certaines espèces cependant, comme les *Sphærophrya* à vie libre (*S. magna*, *S. hydrostatica*, *S. soliformis*, etc.), quelques *Podophrya* souvent privées de pédicule (*P. libera* et « *P. fixa* » malgré son nom spécifique), souvent aussi *Tokophrya infusionum*, sont volontiers flottantes à la surface des petites collections d'eau, voire même dans les vases de culture, mais ne sauraient être considérées comme faisant partie normalement du plankton où on les rencontre parfois ; car l'existence rampante et benthique leur convient mieux encore. Quant aux autres Acinètes (ceux-ci pourvus d'un pédoncule) qui apparaissent çà et là dans les listes des limnologues (CALKINS **1899**, ZYKOFF **1902**, KOFOID **1908**, etc.), il s'agit sans aucun doute de formes riveraines arrachées par le courant soit aux roches de bordure, soit aux végétations diverses flottantes ou submergées. C'est là, à proprement parler, un Plankton « d'occasion » (formes *tychopotamiques* de GREEFF).

Enfin d'autres espèces peuvent être considérées, au moins à titre indirect, comme limnétiques ou pélagiques passives, par ce seul fait qu'elles habitent sur un hôte limnétique ou pélagique. Ainsi *Trichophrya simplex*, recueillie sur les colonies flottantes d'une diatomée : *Fragilaria crotonensis* (ZACHARIAS **1893**), *Tokophrya cyclopum* signalée, çà et là, sur divers Copépodes plus ou moins planktoniques, *Acineta elegans* (IMHOF **1883**) sur les pattes de Cladocère : *Bythotrephes longimanus* et aussi, quoique à un degré moindre, *A. tripharetrata*, parasite des Daphnies (ENTZ **1902**).

De même, pour les formes marines, *Acineta tuberosa* est fréquent sur les Salpes, ainsi que *Trichophrya salparum* dans leur cavité pharyngienne (ENTZ **1884**) ; *Ephelota gemmipara* a été vue en grand nombre sur la coque d'un Ptéropode : *Clio sulcata* (SCHRÖDER **1907**), et j'ai trouvé moi-même, dans une pêche pélagique, sur la carapace des Cypridines : *Thecacineta cypridinæ*, *n. sp.*

Ces dernières formes constituent une transition toute naturelle vers les espèces fixées commensales ou parasites, pour lesquelles les conditions d'habitat se compliquent par l'adjonction de rapports facultatifs ou nécessaires avec un autre être vivant, servant d'hôte.

§ III. — Commensalisme

Au sens étroit du mot, le « *commensal* » est l'être qui « partage la table » de son hôte, c'est-à-dire se nourrit des déchets alimentaires que ce der-

nier rejette autour de lui sans les utiliser. A ce sens, il n'y a guère (peut-être même point) de commensaux certains parmi les Acinètes qui ne se nourrissent en général que de proie vive. Par contre, au sens large, ce même terme est souvent étendu aux cas où l'hôte ne fournit que des conditions spéciales de milieu, sans procurer directement la subsistance. Dès lors, nous pouvons dire que la plupart des Acinètes, en raison même de leur vie fixée, montrent des tendances fort nettes vers le commensalisme. Ils sont en cela sembables aux autres groupes d'Infusoires sédentaires, tels que les Scaïotriches et les Vorticelliens.

a) *Ecto-commensalisme.* — Au plus bas degré, le commensalisme consiste dans le choix de ce que j'appellerai un *support fluctuant*, c'est-à-dire susceptible d'être agité passivement par l'action des courants ; telles seront, pour l'eau douce, les diverses plantes aquatiques (*Nitella*, *Potamogeton*, *Lemma*) et, pour les milieux marins, les Zostères, les touffes d'algues, les colonies d'Hydraires et de Bryozoaires. Ces supports sont rarement spécifiques, mais ne sont pas non plus quelconques ; car parmi les formes qui croissent côte à côte en une même station, certaines seulement présentent pour telle ou telle espèce d'Acinétiens un *optimum* des conditions favorables à son développement. Quoi qu'en dise SAND (**1901**, p. 159) il existe sous ce rapport des préférences marquées, grâce auxquelles certains supports sont à peu près constamment couverts d'un revêtement dense d'Acinétiens, dans une localité donnée, tandis que d'autres tout voisins sont à peu près déserts. Pour les Suceurs marins, j'ai observé le fait bien souvent (p. 407, p. 412 etc.) et pour la faune d'eau douce, je rappellerai simplement que *Discophrya cothurnata* n'a *jamais* été observée ailleurs que sur les racines de *Lemna*.

En dehors de leur avantage principal qui consiste dans l'abri qu'ils offrent et leur richesse en Infusoires pouvant servir de proies, ces supports assurent sans doute par leurs oscillations continues un meilleur renouvellement d'eau. Ayant rencontré de nombreux Acinétiens appartenant à trois espèces diverses, sur des *Cladophora* toujours agités, dans un aquarium d'eau vive, BUCK (**1875**) en vint même à penser que ces animaux « reçoivent leur nourriture uniquement par le courant et mourraient de faim en eau calme, où les Infusoires peuvent éviter l'extrémité des tentacules ». Cette conclusion repose sur une exagération évidente, puisqu'il est bien certain que l'ensemble des eaux stagnantes est beaucoup plus peuplé d'Acinètes (et d'Infusoires aussi) que ne le

sont les eaux courantes ; mais il n'en reste pas moins vrai qu'une légère agitation multiplie les chances de contact entre l'Acinète et sa proie.

Sand (**1901**, p. 162) a cru remarquer que sur les colonies d'Hydraires ou de Bryozoaires, les Suceurs se placent de préférence vers l'orifice des loges, au voisinage des tentacules, « à cause, dit-il, du mouvement de l'eau déterminé par ces organes ». Mais c'est là une observation que je n'ai pu vérifier et même j'ai remarqué qu'en général les colonies les plus florissantes de Suceurs se trouvaient sur des rameaux d'Hydraires ou de Bryozaires en fort mauvais état, sans doute à cause du plus grand nombre d'Infusoires qu'attiraient les cadavres des polypes ou polypites en décomposition.

Un degré de commensalisme plus avancé est le choix d'un *support mobile* par sa propre énergie ; l'hôte sert ainsi de véhicule. *Discophrya elongata* choisit de préférence les coquilles de Mollusques gastéropodes variés (Paludines, grandes et petites Lymnées, etc.) tandis que beaucoup d'espèces habitent exclusivement sur les élytres et sur les pattes des Coléoptères aquatiques. L'hôte est souvent dans ce cas très étroitement déterminé : c'est, par exemple, l'Hydrophile brun (*Hydrophilus piceus*) pour *Discophrya ferrum equinum* et pour *Rhynchophrya*, *Dysticus marginalis* pour *Discophrya Steinii*, et au contraire les *Cybister* pour l'espèce toute voisine : *D. cybistri*, qui est une forme bien à part.

Contrairement à ce qu'on pourrait croire, cette association rigoureuse et constante dans les conditions naturelles n'est nullement *nécessaire*. Sans doute un tactisme puissant (chémotactisme provoqué par quelque sécrétion ?) doit contraindre les embryons à se fixer sur l'hôte qui leur est propre et si parfois ils manquent de le rencontrer, ils ne peuvent suivre ailleurs leur complète évolution. Mais, en culture, on élève aisément ces mêmes Acinétiens sur une élytre détachée du coléoptère hôte, donc en l'absence de tout mouvement ; bientôt même le support primitif peut être enlevé sans préjudice, les embryons s'étant fixés en nombre immense au fond du verre de montre.

J'ai gardé dans ces conditions, pendant près d'une année, à la fois *D. elongata* et *D. Steinii*, en changeant simplement l'eau tous les deux ou trois jours et ajoutant chaque fois, comme pâture, une nouvelle provision d'infusoires. Nous avons ici l'exemple d'un commensalisme *en soi* facultatif, qui devient (sans doute par suite des conditions trop

dures de la lutte pour l'existence) commensalisme obligatoire (1).

Les Vers n'ont fourni encore que très peu d'Acinètes : à part *Ophryodendron annulatorum* (DE SAINT-JOSEPH, **1886**) rencontré sur des Polychètes de tribus fort diverses, et *Thecacineta calix* (SCHRÖDER **1907**) trouvé sur un Nématode, je ne connais guère qu'un *Acineta* probablement nouveau, observé par mon ami E. CHATTON sur les *Desmoscolex*, à Banyuls, et non encore décrit par lui.

Le petit groupe des Pycnogonides (en particulier les *Nymphon* et les *Phoxichilidium*) fournit souvent asile à des colonies nombreuses d'Acinétiens divers, mais dont le commensalisme n'a rien de très électif. On y trouve par exemple (souvent en peuplements très purs, d'une seule et même espèce), soit les *Acineta tuberosa* et *papillifera*, formes très ubiquistes, soit *Paracineta limbata* que l'on rencontre également fixé dans les proches environs, sur les Algues, les Hydraires ou les Bryozoaires.

Par contre, sur les Crustacés vit tout une faune extrêmement riche, composée en majeure partie de Tentaculifères étroitement adaptés à leur hôte et ne se trouvant nulle autre part. Sur les poils des pattes des Pagures [*Eupagurus excavatus* (HERBST), *Eupagurus cuanensis* (THOMPSON)] on rencontre non seulement des formes ubiquistes, commensales par hasard (*Acineta tuberosa, Discophrya Lyngbyei*) mais aussi des formes spéciales comme *Paracineta homari* (trouvé par SAND, **1901**, sur les Homards), *Acineta constricta* et *Dendrosomides paguri*. Une espèce de même lignée, *Rhabdophrya trimorpha*, vit fixée sur un Copépode fouisseur du genre *Cletodes*, tandis que parmi les *Ophryodendron*, deux sont sur des Copépodes (*O. trinacrium* et *O. reversum*), une sur un Isopode : *Idotea* (*O. multicapitatum*), une enfin sur les poils des larges pinces d'un Anomoure : *Porcellana platycheles* (*O. porcellanum*). Il ne semble exister, dans ces cas, aucun lien bien précis entre le développement phylogénique des hôtes et celui des parasites.

On connaît la localisation rigoureuse de *Dendrocometes* sur les plaques branchiales des *Gammarus* (*G. pulex* et *Nyphargus puteanus*,) « très exceptionnellement sur les poils des pattes de ces mêmes Crustacés » d'après SAND (**1901**, p. 187) ; celle de *Stylocometes* sur les branchies d'*Asellus* (rarement sur *Gammarus* ou sur *Ophrydium*) et celle encore plus curieuse

(1) D'après KENT (1881-82, p. 821) on trouverait aussi dans la nature *D. elongata* fixée sur diverses plantes aquatiques, entre autres les *Ranunculus*. C'est là, à mon avis, un fait plutôt exceptionnel ; en tout cas, pour les autres formes citées, parasites des Insectes, personne que je sache ne les a jusqu'ici rencontrées ailleurs que sur leurs hôtes respectifs.

des « individus unciformes » de *Rhabdophrya trimorpha* sur l'article élargi des antennes, chez les *Cletodes* ♂ (CHATTON et COLLIN, **1910**).

Deux Acinétiens des *Cyclops* (*Trichophrya cordiformis* sur *C. phaleratus* et *Choanophrya infundibulifera* sur *C. coronatus* Claus) méritent d'être cités, tant en raison de leur place absolument constante en un point déterminé de la surface de l'hôte, que parce qu'ils seraient peut-être des « *commensaux* », au sens le plus étroit et étymologique du mot. L'un fixé sur les pièces buccales ou au proche voisinage de la bouche du Copépode, vivrait des débris de ses proies (HARTOG **1902**, pour *Choanophrya*), tandis que l'autre, placé à l'opposé, vers l'ouverture anale, profiterait des reliefs du festin (SCHEWIAKOFF **1893**, pour *T. cordiformis*) (1).

b) *Endocommensalisme.* — Il nous reste à citer, pour finir, deux ou trois cas particuliers d'*endocommensalisme :* il s'agit d'Acinètes qui se sont installés dans des cavités naturelles de leur hôte, ouvertes largement et parcourues par un courant d'eau continu venant de l'extérieur. Entraînés là, sans doute au début par hasard, ils s'y sont multipliés et ont fait souche d'espèces distinctes qui trouvent ainsi tout à la fois support, abri et nourriture. Cette nourriture doit consister avant tout en animalcules divers amenés du dehors par le renouvellement d'eau, ainsi qu'en Ciliés parasites ou commensaux du même hôte, vivant dans ces mêmes cavités. C'est ainsi que *Trichophrya piscium*, fixée sur les branchies de divers Poissons d'eau douce, vit peut-être en partie aux dépens des Trichodines et *Chilodon* qui abondent presque toujours en cet endroit (2). C'est du moins là une hypothèse qu'il faudrait vérifier si l'on retrouvait cette espèce que j'ai toujours cherchée en vain.

En tout cas, il est bien certain que *Trichophrya salparum*, qui vit dans la cavité pharyngienne des Salpes (et aussi des Ascidies de presque tous les groupes) profite indirectement du courant de particules alimentaires causé par les cils vibratiles de la branchie de l'hôte, laquelle, ainsi qu'on sait, agit comme un filtre puissant sur un nombre colossal d'organismes planktoniques. Il est *a priori* fort probable que telle est également la raison pour laquelle les Crustacés parasites des Ascidies (et en particulier les Copépodes du genre *Notodelphis*) se montrent si souvent recouverts en entier d'*Acineta tuberosa*, auxquels s'ajoutent parfois quelques *Discophrya Lyngbyei*. SAND, le premier (**1901**) a signalé le fait intéressant

(1) Voir aussi à ce sujet le chapitre de la *Nutrition*, p. 260 et 261).

(2) La même circonstance expliquerait sans doute aussi pourquoi LEYDIG (*Horae zoologicae* **1902**) trouva une fois une femelle de « *Triton vulgaris* » (= *tæniatus*) couverte d'un revêtement dense d'*Acineta* sp. (?) « semblable à une moisissure ».

de leur présence presque constante, et mes propres observations l'ont aussi confirmé.

Trichophrya Salparum présente encore un autre intérêt : son existence simultanée chez des membres très différents de la classe des Tuniciers, soit adaptés à la vie pélagique comme les Salpes, soit au contraire essentiellement benthiques comme les *Ascidia*, les *Perophora*, les Molgules, les *Polyclinum* et les Botryllides, laisse supposer un commensalisme remontant à une date très ancienne et sans doute antérieure au point de bifurcation de l'arbre généalogique du groupe des Urochordés. C'est, si j'ose dire, un commensalisme « d'origine phylogénique ».

§ IV. — Parasitisme

De même que nous avons trouvé, parmi les Acinètes, ecto- et endocommensaux, de même aussi nous devons distinguer entre ecto-et endoparasites.

a) *Ecto-parasitisme.* — Si nous mettons à part les *Ophryodendron*, dont deux espèces au moins (*O. abietinum* et *O. sertulariae*) vivant sur les Hydraires, se nourrissent aux dépens des cellules ectodermiques de l'hôte, comme l'a démontré Martin **1909** *c* (voir plus haut, p. 259), tous les autres Suceurs ectoparasites se rencontrent sur des Infusoires fixés, c'est-à-dire sur des Vorticelliens ou bien sur d'autres Acinètes (1).

Gruber (**1879**) ayant trouvé sur des *Carchesium* de nombreux exemplaires de *Metacineta mystacina*, a constaté qu'ils y vivent en dévastant les colonies sur lesquelles ils se sont établis ; car on trouve très souvent, dit-il, « adhérant encore à leurs suçoirs », les dépouilles de leurs victimes, et il étend cette conclusion à tous les autres Tentaculifères qu'on rencontre fixés sur les Vorticelliens. Or ces formes sont nombreuses (*Tokophrya carchesii*, *Urnula epistylidis*, *Trichophrya epistylidis*, *Tokophrya quadripartita*, voire même *Stylocometes*, sur les *Ophrydium*), et l'on n'a pas encore, que je sache, établi pour aucune d'elles ce que prétend Gruber. *Tokophrya quadripartita*, en particulier, m'a paru se nourrir toujours exclusivement d'Infusoires libres et non d'*Epistylis* (2).

(1) On pourrait même dire, au sens large, que la nutrition par succion aux dépens d'Infusoires libres (*qui ne sont point absorbés en entier*, mais seulement *vidés* plus ou moins complètement) constitue un cas spécial d'*ecto-parasitisme* sur des Protozoaires ; car le seul fait que l'hôte choisi est à vie libre ou fixée ne saurait constituer une différence fondamentale.

(2) Le terme de « *Symbiose* » par lequel Filipjev (**1910**, p. 138) caractérise les rapports de ce suceur avec son hôte m'a semblé peu exact ; car si l'Acinétien retire certainement de l'association des bénéfices multiples, on ne voit pas nettement ce que l'*Epistylis* y pourrait bien gagner.

Au sujet des *Urnula*, il est utile de remarquer que beaucoup de points dans leur biologie sont fort loin d'être éclaircis et que nous ne connaissons absolument rien concernant leur nutrition. Nous savons seulement qu'en dehors des *Epistylis*, leurs hôtes habituels, on les rencontre aussi sur des Acinétiens.

Stein (1854, pl. I, fig. 17 à 19 et 21 à 22) décrit et représente, comme fixés sur la coque de *Metacineta mystacina*, des « kystes gélatineux » contenant chacun un « embryon » ovoïde ou réniforme, pourvu de cils qui battent au fond d'une échancrure. C'est là évidemment, pour lui, la forme reproductrice de ce même Acinète. Il reconnut plus tard (1867, p. 108) par de nouvelles observations, que l'animal renfermé dans le prétendu « kyste » peut faire saillir par instants un tentacule long et flexible, animé de mouvements de va et vient très vifs, subitement rétractile ; qu'il présente avec les *Urnula* d'*Epistylis* « la plus grande ressemblance » et se reproduit comme elles par division oblique et un peu inégale (1). On ne peut plus actuellement douter qu'il ne s'agissait bien là (malgré que Stein ait conservé sa première conclusion), de véritables *Urnula* fixées sur *Metacineta*, mais sans aucun rapport avec son cycle évolutif.

Hickson et Wadsworth ont de même établi récemment (1909) que les « bourgeons externes », pourvus d'une coque et de suçoirs, observés par Saville Kent (1880-82) vers l'extrémité des rameaux, chez *Dendrosoma radians*, étaient aussi des *Urnula* (sans doute *U. epistylidis*). Mais ils n'ont pu savoir avec certitude (p. 173) si l'animal se comportait, vis-à-vis de son hôte, comme un parasite vrai ou comme un simple épizoïte. La question reste encore tout entière à résoudre.

Des ectoparasites, bien plus différenciés sous le rapport de l'adaptation à la vie parasitaire, sont les « *diverticules générateurs* » signalés, comme un mode de reproduction spécial, par Fraipont (1877-78) chez *Paracineta patula*, puis par Keppen (1888) chez les *Acineta tuberosa* et *papillifera*. Je les ai revus fréquemment, à la fois chez *P. patula* et chez *P. limbata* ainsi que chez *A. tuberosa*, et j'ai créé pour eux (1909 *a*) le genre *Pseudogemma*. Keppen déjà, dans un supplément ajouté à son travail (p. 206) les regardait comme étant « probablement des parasites » et Bütschli (1889, p. 1895) se basant sur la critique des données de Frai-

(1) Les cils représentés sur les figures de 1854 ont trait sans doute à des individus saisis tout au début du phénomène de bourgeonnement, bien que les formes dessinées ne s'accordent pas tout à fait avec cette hypothèse.

PONT, arrivait d'une manière tout à fait indépendante à la même conclusion.

KEPPEN les aurait vus quelquefois développer des tentacules (?), mais ni FRAIPONT, ni moi, n'en avons jamais aperçu. Ils se reproduisent par embryons internes et sont fixés sur l'hôte par un court pédicule implanté dans son cytoplasme. Etant donnée la minceur des parois de cet appareil fixateur tubulaire (fig. 54, 55 et 57, pl. IV), il ne me paraît pas impossible qu'il ne joue un rôle absorbant, comme on l'admet pour un organe semblable et semblablement situé : l'épimérite des Grégarines (LÉGER et DUBOSCQ **1904** *d*).

Les *Pseudogemma* parasites d'*Acineta papillifera* qui semblent constituer comme une espèce à part (*Ps. Keppeni*) seraient d'après KEPPEN (**1888**, fig. 6 et 15) plus ou moins invaginées à la surface de l'hôte ou même totalement incluses, ce qui est une indication très précieuse de passage progressif vers le parasitisme interne.

Il reste encore à mentionner, parmi les ectoparasites, des Suceurs toujours mobiles, demeurant toute leur vie au stade embryonnaire cilié et pourvus d'un tentacule unique ventral ; ce sont les diverses espèces du genre *Hypocoma.* Deux d'entre elles (*H. parasitica* et *H. zoothamni ;* GRUBER **1884**, puis PLATE **1888**) dévastent les colonies de Vorticelliens marins du genre *Zoothamnium ;* une troisième vit aux dépens de deux Acinétiens à la surface desquels on la rencontre toujours bien pourvue d'aliments (*H. acinetarum*, COLLIN **1907**) ; une quatrième enfin s'observe en compagnie de *Trichophrya Salparum*, sur la branchie des Ascidies, mais j'ignore quel est au juste son mode de subsistance (*H. ascidiarum*, n. sp.)

b) *Endoparasitisme.* — Je serai très bref sur la question des endoparasites, n'ayant guère eu l'occasion de les étudier par moi-même d'une manière approfondie.

Les moins modifiés de tous sont assurément ceux du genre *Sphærophrya*, vivant soit à l'intérieur des *Stentor*, soit dans les Paramécies et divers Hypotriches ; ce sont là les « embryons » décrits par les anciens auteurs (voir surtout les magnifiques planches de STEIN, **1859** et **1867**). Ces espèces diffèrent à peine des autres du même genre vivant à l'état libre, sinon par la rétraction complète de tous leurs tentacules, pendant les stades de vie interne. Mais ces organes reparaissent dès qu'elles se trouvent à l'état libre. Peut-être même certaines espèces peuvent-elles vivre indifféremment selon l'un ou l'autre mode ?

Plus transformées sont les *Endosphæra* (« embryons de Vorticelliens » d'après CLAPARÈDE et LACHMANN, STEIN, ENGELMANN (1862) ; « petits embryons de *Tokophrya quadripartita* » d'après CLAPARÈDE et LACHMANN, puis KEPPEN, 1888). Ces parasites sphériques se nourrissent uniquement par osmose, n'ayant jamais de tentacules ; ils ne présentent non plus aucun stade de vie libre en dehors de celui de la période embryonnaire. Leur mode de reproduction par embryon interne (comme pour les *Pseudogemma* dont ils sont très voisins) est le seul caractère qui leur reste en tant qu'Acinétiens.

Citons enfin, pour terminer, le très curieux parasite d'*Ephelota gemmipara : Tachyblaston ephelotensis*, dont le cycle complexe, moitié externe, moitié interne, a déjà été discuté plus haut (chap. IV, p. 199 et 201), d'après le mémoire de MARTIN (1909 *b*). Je ne saurais toutefois admettre avec l'auteur anglais, que cette évolution spéciale « est en liaison directe avec la vie parasitaire » ; car, d'une part les endoparasites des trois genres précités (*Sphærophrya*, *Endosphæra* et *Pseudogemma*, p. p.) n'en présentent pas la moindre trace, tandis qu'elle se retrouve au contraire chez des formes commensales (ou au plus ectoparasites) comme *Dendrosomides paguri*, *Rhabdophrya trimorpha* et tous les *Ophryodendron*.

CHAPITRE X

PARASITES ET ENNEMIS

Je ne reviendrai pas ici sur les divers Acinétiens vivant eux-mêmes en parasites sur d'autres Acinètes (*Urnula*, *Pseudogemma*, *Hypocoma acinetarum*, *Endosphæra* et *Tachyblaston*), tous les faits qui les concernent ayant déjà été traités au cours des pages précédentes (p. 302 à 305). J'ajouterai seulement quelques détails complémentaires relatifs à l'action qu'ils exercent sur l'hôte.

Les *Urnula* et les *Pseudogemma* semblent des parasites assez inoffensifs dont la valeur exacte ne pourra guère être établie que quand leur mode de nutrition nous sera mieux connu. HICKSON et WADSWORTH remarquent cependant que les *Dendrosoma* infestés d'*Urnula* « ne semblent pas en aussi bonne santé que ceux qui en sont dépourvus ». J'ai moi-même observé, d'autre part, que le style rudimentaire de *Pseudogemma Fraiponti* produit parfois, à son point d'insertion dans le cytoplasme de l'hôte, une réaction qui se manifeste par une légère protubérance (fig. LXXVIII *a*, *b*

et fig. LXXIX a); mais dans l'immense majorité des cas, on ne remarque absolument rien (1). Les parasites peuvent être au nombre de douze à quinze sur un même Acinète sans que celui-ci présente le moindre signe d'un état anormal.

Hypocoma acinetarum, par contre, est beaucoup plus nocif. Je n'ai pas observé quel est son effet sur *Acineta papillifera* chez qui il vit fixé à la surface extérieure de la coque, dans un abri gélatineux (voir p. 131 et

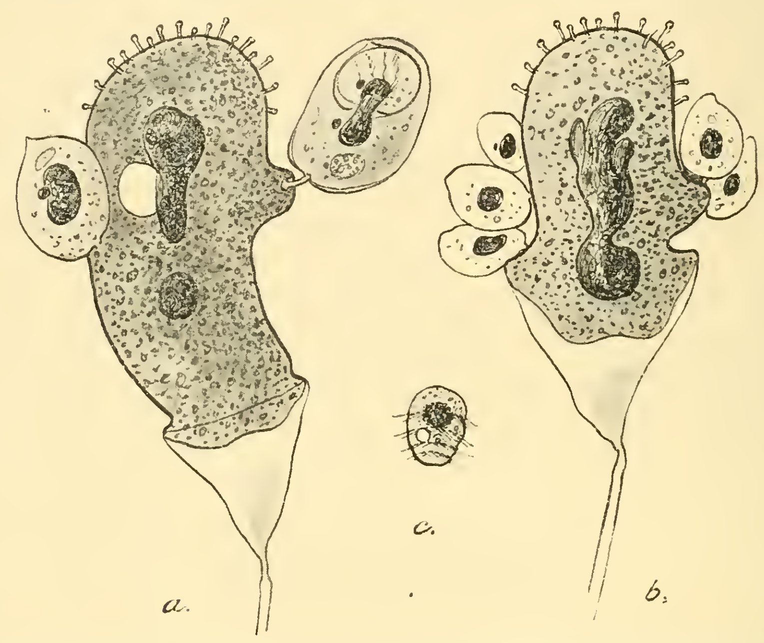


FIG. LXXVIII. *Paracineta patula* (CL. et L.), × 650 ; *a* et *b*, deux exemplaires déformés par l'insertion du style de *Pseudogemma Fraiponti* (parasite). Sur l'individu *a* (à droite). *Pseudogemma* en bourgeonnement *c*, embryon de *Pseudogemma*. × 800.

fig. CIX *a*, p. 419) ; mais chez *Ephelota gemmipara* qu'il attaque de préférence au point d'union du style avec le corps (fig. CIX *b*, p. 419), sa présence amène de bonne heure la fragmentation du noyau, suivie de la dégénérescence de toute la masse cytoplasmique, qui bientôt se détache. Les parasites se transportent alors sur un autre individu.

Tachyblaston, en pénétrant dans l'intérieur de l'hôte, produit la même altération plus rapidement encore, d'après MARTIN (**1909** *b*). Ces phénomènes sont identiques à ceux décrits chez les Ciliés envahis par des

(1) Un exemplaire de *Paracineta limbata* qui s'était assez fortement rétracté à l'intérieur de son enveloppe gélatineuse (fig. LXXIX *b* p. 307) m'a paru avoir fait lâcher prise, par ce fait, à deux des parasites qu'il portait, ceux-ci étant restés à la surface du limbe. On trouve d'ailleurs souvent piqué sur le corps de l'hôte (surtout de *P. patula*) le pédicule très longtemps persistant de *Pseudogemma* disparues.

Sphærophrya ou des *Endosphoera* (Claparède et Lachmann, Stein, Eberhard, Metchnikoff, Prowazek, etc.).

Je crois bien reconnaître dans les « parasites » que représente Ishikawa (**1896**, fig. 19, pl. XIII) à la surface du style des embryons, chez *Ephelota bütschliana*, des Tentaculifères du genre *Hypocoma*, semblables à ceux que j'ai décrits. J'avais cru devoir aussi (**1907**) homologuer à ces derniers l' « Infusoire hypotriche » à multiplication rapide, qui dévaste, d'après Hertwig (**1876**, p. 49), les peuplements d'*Ephelota gemmipara*, sur la côte d'Helgoland ; mais comme il est dit qu'il « *pénètre à l'intérieur*

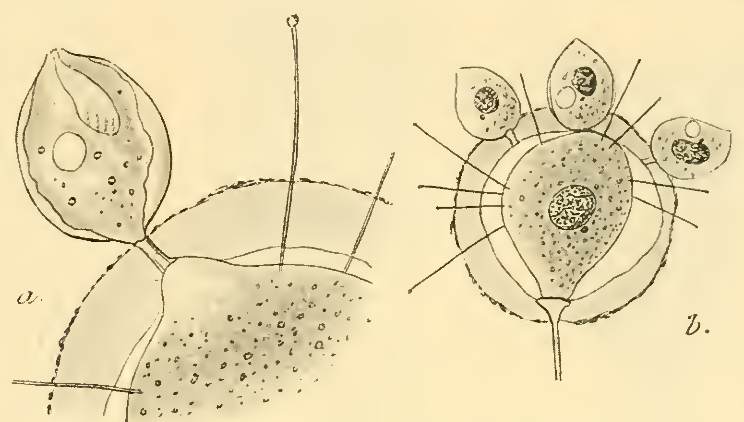


Fig. lxxix. *Paracineta limbata* (Maupas), *a*. région périphérique d'un exemplaire parasité par *Pseudogemma Fraiponti* Collin ; le parasite est pourvu d'une cavité embryonnaire à 4 rangs de cils ; son corps s'est rétracté en se détachant du tégument qui forme loge partielle ; le style est implanté, à travers l'épaisseur du limbe, sur le corps même de l'hôte, déterminant uue saillie conique à son point d'insertion ; *b*, exemplaire parasité par trois *Pseudogemma* dont 2 sont détachées et restent adhérentes au limbe, par rétraction du corps de l'hôte (*a*, *in vivo*, × 1000 ; *b*, après coloration par le vert de méthyle acétique, × 400).

de l'hôte » pour le détruire, je pense actuellement qu'il s'agirait plutôt du genre *Tachyblaston*. Cependant celui-ci rappelle bien moins l'aspect d'un « Hypotriche » et pénètre dans l'hôte, non point comme embryon, cilié, mais comme larve vermiforme (Martin **1909** *b*) ; ce qui laisse planer quelques doutes sur l'une et sur l'autre hypothèses.

Filipjev (**1910**, p. 138) affirme avoir revu chez un Acinétien d'eau douce, *Tokophrya quadripartita*, ce même genre *Tachyblaston*, ainsi qu'un autre parasite également Acinétien. Mais la valeur de cette observation me paraît très incertaine. (1).

(1) Voici intégralement la phrase de Filipjev, que je ne comprends pas en entier : « *Parasiten habe ich zweimal beobachtet, einmal aus der Gattung Tachyblaston* Martin (fig. 13), *ein anderes Mal aus der Gattung Acinetopsis* Robin, *der von* Collin *gestellten, von* Köppen *ausführlich beschriebenen* Fraipont'*schen « diverticules générateurs »*. — La figure à laquelle il est fait allusion ne suffit nullement pour prouver qu'il s'agit d'un « *Tachyblaston* », mais ressemble au contraire beaucoup à la figure donnée par Stein (**1854**, Pl. I, fig. 20) des parasites de *Metacincta*

Je ne sais pas non plus ce que représente au juste le prétendu « bourgeon externe » trouvé une fois à la base du corps, toujours sur *T. quadripartita*, par Claparède et Lachmann (*Etudes* III, p. 117 et fig. 7, pl. VI). N'étaient les « quelques suçoirs fort courts » que les deux auteurs pensent avoir aperçus (*mais dont on ne trouve pas la moindre trace sur leur figure précitée*) j'admettrais volontiers l'identité de ce parasite avec celui que j'ai rencontré sur le même Acinétien, du reste en position tout à fait concordante. Il s'agissait dans ce dernier cas bien certainement d'un Flagellé qui avait perdu ses flagelles par une adaptation momentanée à la vie sédentaire, comme font tant d'êtres du même groupe ; c'est, je crois, *Bodo caudatus* (Dujardin), déjà figuré par Stein (1878, pl. II, Abth. V, fig. 15) comme ectoparasite d'un Infusoire cilié : *Colpoda cucullus*, puis revu sur ce même Infusoire par Gonder (1910) qui n'a point reconnu sa nature véritable et se demande s'il faut le placer « parmi les Ciliés, les Mastigamœbiens ou les Chytridinées ».

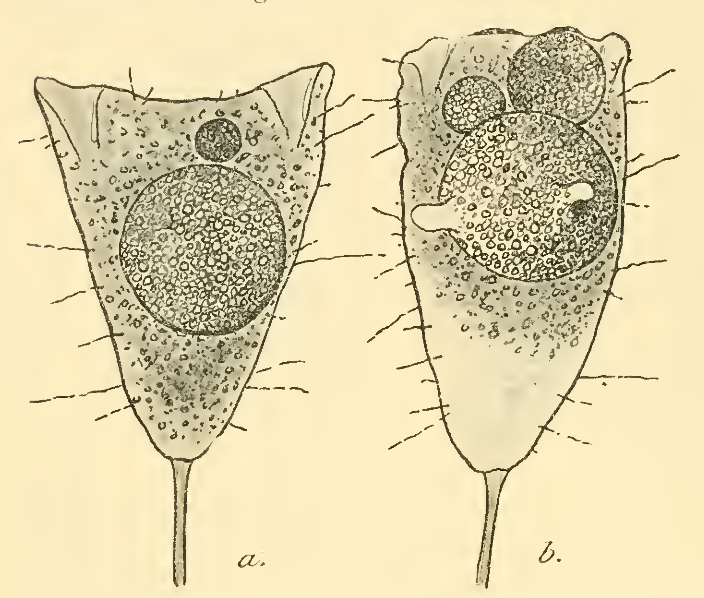


Fig. lxxx. *Acineta tuberosa* Ehrenberg ; *viv.* × 500 ; *a* et *b*, deux exemplaires parasités par des Chytridinées (en *b*, inférieurement, les sporoductes).

Ces derniers organismes ont été décrits, dans plusieurs cas, comme parasites d'Acinétiens, ainsi par Claparède et Lachmann, puis Stein (1859) chez *Urnula* et par ce dernier auteur seul (**1854-1859-1867**) chez

mystacina, lesquels sont des Chytridinées, comme l'indiquent leurs sporoductes. Et quant au second cas, il est à peine besoin de remarquer qu'il n'existe aucun rapport entre l'*Acinetopsis* de Robin et le genre *Pseudogemma* que j'ai créé pour les « diverticules générateurs » de Fraipont et Keppen ; de sorte que je ne sais pas auquel des deux Filipjev a voulu faire allusion. Si le nom d' « *Acinetopsis* » lui a été remémoré, ainsi qu'il est possible, par la vue d'un long tentacule flexible et subitement rétractile (bien qu'il n'en parle point), il s'agirait peut-être simplement d'une *Urnula*, parasite déjà observé, mais non reconnu, par Keppen (**1888**, p. 73) à la surface du même hôte : *T. quadripartita*.

Metacineta mystacina et chez *Tokophrya lemnarum*. Je ne les ai observés pour ma part qu'une seule fois, chez des *Acineta tuberosa* fixés sur des *Fucus*, à l'embouchure de la Penzé, près Roscoff. C'étaient des enclaves volumineuses, exactement sphériques, logées au nombre d'une à trois dans le cytoplasme de l'Acinète (fig. LXXX *a* et *b*). Leur taille assez diverse dans un même hôte indiquait fort nettement des infections d'âge différent. Les plus âgées d'entre elles, se préparant sans doute à l'émission des spores, poussaient déjà leurs sporoductes. Je n'ai pas suivi le détail de leur évolution, mais constaté simplement sur coupes : soit le stade initial uninucléé qui répond absolument comme aspect au stade correspondant du parasite des Eugléniens (*Polyphagus euglenæ* DANGEARD), soit un stade plus mûr avec cytoplasme encore indivis, creusé d'une large vacuole centrale, et noyaux périphériques nombreux, à karyosome très net entouré d'un espace clair (fig. 31, pl. II). Ces données trop incomplètes ne permettent pas encore de préciser la place exacte du parasite dans la systématique (1).

A Roscoff également, SAND a trouvé dans les *Acineta tuberosa*, qui peuplaient les touffes d'algues du vivier du laboratoire, d'autres champignons parasites, du groupe des Saprolégnacées. Je renvoie à ce qu'il dit (1901, p. 170-171) au sujet de leur développement, car je ne les connais pas par moi-même, les algues et Acinètes ayant depuis lors disparu à la suite d'une réparation où le vivier fut mis à sec.

J'ai rencontré en outre à l'intérieur du cytoplasme de plusieurs *Choanophrya infundibulifera*, toutes portées par un même *Cyclops*, des inclusions très particulières avec une calotte fortement colorable à l'un des pôles et une vacuole claire à l'autre extrémité. Une étude attentive fait penser qu'il s'agit des spores d'une Microsporidie, probablement d'un *Nosema*, puisque ces spores sont isolées. Chose étrange, sur l'un des exemplaires saisi au cours du bourgeonnement (fig. 75, pl. IV) *l'embryon n'est pas infecté*. Des parasites du même groupe ont été rencontrés par STEIN (1867) puis par LUTZ et SPLENDORE (1908) et enfin par LÉGER et DUBOSCQ (1909) et MERCIER (*inédit*) chez des Ciliés divers. LÉGER et DUBOSCQ (1909 *a* et *b*) ont trouvé des *Nosema* et des *Perezia* (disporées) chez certaines Grégarines.

Enfin, une dernière catégorie d'organismes parasites aux dépens

(1) L'invasion par les Chytridinées ne semble pas compromettre gravement, dès le début, la vitalité de l'Infusoire atteint, car précisément l'exemplaire représenté sur la dernière figure citée contient un embryon normalement développé. Mais la suite de l'infection est certainement mortelle, ici comme pour les Eugléniens.

d'Acinétiens est formée par des Schizophytes du groupe des Bactériacées simples ou filamenteuses (*Haplo-* et *Trichobactéries*). Les espèces qui végètent à la surface du corps ou bien sur des parties inertes, comme le style et la loge (fig. XXI, p. 111 ; fig. XVII *e*, p. 103) peuvent être considérées comme des formes simplement commensales et sans grande importance pour la biologie de leur hôte. C'est au plus si quelques-unes d'entre elles, étroitement appliquées au support, pourraient vivre aux dépens de l'exsudat muqueux qui recouvre le tégument. J'ai signalé plus haut que certaines formes de petite taille (Bacilles ou Microcoques, fig. XVII *e*, p. 103 et fig. 47, pl. III) en colonies serrées et à écartement souvent très régulier, avaient pu être prises parfois pour une structure du tégument, « perles », « granules », ou « bâtonnets » (MAUPAS, HERTWIG, ISHIKAWA et SAND **1901**.)

Beaucoup plus rares sont celles qui pénètrent à l'intérieur de l'hôte, pour vivre dans son cytoplasme en endoparasites. Bien que le fait ait été constaté fort souvent et soit classique chez les Ciliés, je n'en connais jusqu'ici, chez les Tentaculifères, qu'un exemple douteux. Il s'agit d'inclusions rameuses, intensément sidérophiles et de forme bien irrégulière pour être des Bactéries typiques ; je les ai rencontrées çà et là, et sur coupes, chez de rares exemplaires seulement de *Discophrya Steinii*. Ces inclusions (que je ne saurais d'ailleurs comment interpréter, si l'on n'en fait des parasites) ressemblent quelque peu aux divers Schizophytes intra-cellulaires décrits et figurés par HESSE (**1909**, pl. III, fig. 85 à 95), chez les *Monocystis* de plusieurs Oligochètes. Je ne les connais encore que d'une manière trop incomplète. (1).

(1) J'ai observé tout récemment (fig CVII *e*, p 415) chez une *Ephelota* commensale des Pyrosomes (*E sessilis* n. sp.) des paquets filamenteux à colorabilité intense, qui s'identifient cette fois complètement par leur aspect avec les Bactéries endoparasites étudiées par HAFKINE (**1890**), chez les Paramécies et dont je possède moi-même de nombreuses préparations Ces parasites semblent s'installer tout d'abord dans le macronucléus, puis après destruction de ce dernier par karyorhexis, ils se trouvent libres dans le cytoplasme, comme au stade représenté dans la figure citée.

TROISIÈME PARTIE

Systématique

CHAPITRE XI

AFFINITÉS ET PHYLOGÉNÈSE

Comme tout effort systématique doit avoir pour but essentiel de tendre à un groupement plus naturel des formes, c'est-à-dire plus rapproché de leur ordre de filiation réel ou supposé, il importe, avant d'entrer dans l'étude détaillée des familles, genres et espèces qui composent les Acinètes, d'examiner de très près : d'une part quelle est leur place parmi l'ensemble des Protistes, d'autre part, quels documents nous possédons permettant de fixer leur origine probable. C'est ensuite seulement qu'il pourra être question de la marche éventuelle du développement phylogénique à l'intérieur du groupe.

A. Place des Acinétiens dans la classification des Protistes.

Les relations ou affinités des Acinètes ont été recherchées, comme on sait, dans deux directions différentes : d'une part, du côté des organismes du groupe des Rhizopodes, en particulier des Héliozoaires, avec lesquels ils présentent parfois une ressemblance superficielle tout à fait incontestable ; d'autre part, du côté des Infusoires ciliés. La première opinion a été, plus ou moins implicitement, celle d'Ehrenberg, de Stein et de Dujardin, mais n'a été formulée d'une manière vraiment nette et précise que par Maupas (1881) et plus encore par Sand (1901, p. 133 à 135). La deuxième théorie fut soutenue par Hertwig (1876) et Bütschli (1876, 1877 et 1889, p. 1934 à 1938) ; elle est adoptée depuis lors dans tous les traités classiques et dans l'ensemble des mémoires parus soit avant, soit après l'œuvre monographique de Sand, les idées soutenues par ce dernier auteur n'ayant pas eu d'écho.

Les arguments fournis par Sand se réduisent aux suivants :

1° Les *phénomènes nucléaires*. « Suceurs et Héliozoaires, dit-il, présentent un centrosome, des chromosomes, un fuseau, un stade

spirem» (*sic*). Ceci est vrai en partie pour certains Héliozoaires, ou plus exactement à certaines phases de leur cycle ; car il y a chez eux aussi des divisions directes du noyau sans participation du corps central et même des divisions avec centrioles et asters, qui par leur aspect d'ensemble et l'absence à peu près complète de chromosomes et de fuseau sont presque des amitoses (ZUELZER **1909**, fig. 35 et 37 *e*, *d*, pour *Wagnerella*). Quant à la « mitose » des Suceurs, telle que l'a observée SAND, j'ai dit déjà ce que j'en pensais (COLLIN **1911**, p. 434, et ici même, chap. II, p. 83), si bien que je crois inutile d'y revenir encore.

2° La *plastogamie* « existe, dit SAND, chez les uns comme chez les autres (Acinètes et Héliozoaires); elle est relativement rare chez tous les deux, tandis que la karyogamie est fréquente chez les Ciliés. Chez les Héliozoaires comme chez les Suceurs, trois animalcules copulent quelquefois. » Il est à peine besoin de remarquer : *a*, que les Acinètes possèdent non pas une « plastogamie », comme celle qui est fréquente (et non pas « rare ») chez la plupart des Rhizopodes, mais une vraie conjugaison karyogamique entièrement homologue à celle des Infusoires ciliés (chap. V, p. 204 à 236) ; *b*, que la karyogamie ne manque pas non plus aux Héliozoaires, bien que sous d'autres formes : isogamie (SCHAUDINN **1896**, chez *Actinophrys sol*), ou autogamie (HERTWIG **1899**, chez *Actinosphærium*) (1) ; *c*, que les unions à trois ou quatre individus n'ont rien de particulier aux Suceurs ou aux Héliozoaires, mais sont aussi un fait banal dans les conjugaisons de Ciliés (MAUPAS **1889**, etc.).

3° Le *mode de reproduction* : « les uns et les autres (Suceurs et Héliozoaires), dit toujours SAND, se multiplient par fissiparité, par gemmes et par embryons ». Il y a là un rapprochement en partie inexact, en partie intéressant; je crois avoir montré (chap. IV, p. 201 à 203) que la fissiparité vraie est extrêmement limitée, si toutefois elle existe, chez les Acinétiens. Par contre, les deux groupes ont bien certainement en commun la curieuse faculté, assez rare chez les Protistes, de libérer de temps à autre des corps reproducteurs à développement interne, soit, si l'on veut, des « embryons » au sens large du mot. Cependant si l'on suit, dans l'un et l'autre groupes, la marche du processus d'une manière plus détaillée (voir pour les Héliozoaires, ZUELZER **1909**, pl. VII),

(1) D'après DISTASO (**1908**), il y aurait chez *Actinophrys sol*, comme chez *Actinosphærium*, une véritable autogamie (ou **adelphogamie**), les deux individus aptes à se fusionner résultant de la division d'un même kyste primaire, et se trouvant ainsi des individus frères.

on s'aperçoit très vite que la comparaison n'a qu'un intérêt médiocre, à cause des divergences fondamentales dans le mode de genèse.

Les autres arguments de SAND (n° 4 à 10) : homologie des tentacules et des pseudopodes, mouvements amœboïdes, gelée périphérique de *Paracineta limbata*, halo clair autour du noyau, choix de la nourriture, analogie d'aspect et phénomènes d'enkystement, ou bien ont déjà été réfutés (chap. II, p. 47 ; chap. VIII, p. 277 ; chap. III, p. 132), ou bien ont une valeur probante si faible qu'il n'y a guère lieu d'en tenir compte.

Nous pouvons donc passer, sans laisser en arrière aucune incertitude, à l'examen des faits sur lesquels est fondée l'hypothèse la plus classique : celle d'un rapport étroit des Tentaculifères avec les Infusoires ciliés. Elle repose principalement :

1° Sur la ciliation très constante des embryons d'Acinétiens ;

2° Sur l'extrême ressemblance du système nucléaire dans l'un et l'autre groupes ;

3° Sur la presque identité des phénomènes du cycle.

Chacun de ces points mérite d'être un peu précisé.

1° La *ciliation*. Sans doute les cils vibratiles ne sont pas l'apanage exclusif des Infusoires ciliés et des embryons d'Acinètes; ils sont répartis, çà et là, non seulement chez les Protistes et chez les Métazoaires, mais aussi chez les Métaphytes. Je ne veux point parler des zoospores de certaines Algues siphonées, les *Vaucheria*, qui possèdent, comme on sait, un revêtement vibratile complet ou incomplet, formé de cils nombreux. Grâce aux travaux de STRASBURGER (1876 et suiv.), il semble bien qu'on soit en droit de les considérer non comme des individus simples, mais comme un *cœnobium* syncytial et compact de zoospores biflagellées, chacun des groupes de deux flagelles reposant sur un noyau. On pourrait donc citer plutôt les zoospores d'*Eudogonium* pourvues d'un seul noyau et d'une couronne antérieure de « cils » (ou flagelles ?), et surtout les remarquables « gamètes ciliés » (spermatozoïdes ou « anthérozoïdes ») des *Gingko, Zamia, Cycas* et des Cryptogames vasculaires. Mais, comme il s'agit là d'appareils vibratiles très manifestement produits par développement d'un centrosome (WEBER 1897, IKENO 1897-98, SCHAW 1898, BELAJEW 1899), on ne peut mettre en doute qu'ils n'équivalent pleinement aux douze ou quinze flagelles des spermies oligopyrènes de la Paludine (MEVES, 1902). Il en est de même, sans doute, en partie, pour l'appareil flagellaire extrêmement complexe de certaines Trichonymphines ; à part ces derniers organismes, dans toute la série des Protistes,

on ne trouve guère à rapprocher des Ciliés et Acinètes, comme possédant des cils, que les diverses Opalines (qui ne sont pas des Ciliés vrais) et quelques rares Héliozoaires, tels que *Myriophrys paradoxa* (Pénard 1897) et une autre forme inédite à laquelle Sand fait allusion (1901, p. 131) (1).

Je crois en tout cas, comme Hertwig (1876) que l'on doit attacher une importance majeure au fait de la réapparition de cils, à chaque génération, dès le début de l'ontogénèse et pour une période de vie larvaire relativement très courte, chez des êtres qui pendant leur stade d'adultes en sont entièrement dépourvus. Ainsi que l'ont montré Léger et Duboscq (1910, p. 224) au sujet des gamètes flagellés des Coccidies et Grégarines et (*ibid.* p. 216) au sujet des sporozoïtes arqués de ces mêmes organismes, de tels stades de début ou de terminaison du cycle. à existence éphémère et évolution très rapide « ont grande chance de présenter des caractères primaires », parce qu'ils ont échappé plus que les autres stades aux effets de l'adaptation.

2° L'*appareil nucléaire*. Ce qui a été dit du système nucléaire (macro et micronucléus) chez les Acinétiens (chap. II, p. 63 à 99) suffira pour démontrer l'absolue identité de structure et de fonction entre cet appareil et l'appareil correspondant des Infusoires ciliés. Or, c'est là un caractère d'une très haute importance et qui, précisément, en dépit des théories sur la « binucléarité » originelle et essentielle de toute cellule vivante (Schaudinn, Goldschmidt, etc.) ne se retrouve nulle part ailleurs, du moins sous la même forme, soit dans l'ensemble des Protistes, soit dans les groupes plus évolués (Métazoaires et Métahpytes). Les « *Binucleata* » d'Hartmann sont basés en réalité sur une toute autre conception,

(1) On ne saurait en aucune façon se baser sur ces deux formes, d'ailleurs très mal connues, pour étayer le rapprochement (Héliozoaires-Acinétiens) que j'ai rejeté plus haut ; mais des recherches plus complètes permettront peut-être un jour d'en tirer quelque parti pour le problème si troublant et si énigmatique encore de l'origine des Ciliés. On ne peut nier la ressemblance structurale fort grande entre certains noyaux d'Héliozoaires (par ex. *Wagnerella*) et les macronucléi d'Infusoires. Le centrosome complexe et jouissant ici d'une grande indépendance vis-à-vis du noyau (*Wagnerella*) ne paraît pas incapable de fournir quelques indices sur la genèse possible du micronucléus ; son rôle prédominant chez les Infusoires ciliés et Acinètes (puisque c'est lui qui engendre le noyau somatique au lieu d'être engendré par lui) représenterait simplement une modification secondaire due à un changement de fonction, le « centrosome » cessant d'être noyau moteur (*kinétonucléus*) pour devenir noyau sexuel (gamétonucléus). Je rappellerai enfin que si Prowazek (1910 *a* et *b*) considère comme des « diplosomes » (c'est-à-dire des centrioles émanés du trophonucléus) les grains basaux des cils chez *Colpidium colpoda* et autres Infusoires, et si Chagas (1911) a cru voir dans certains macronucléi des centrioles en division (encore incertains, je crois, mais non pas impossibles), j'ai décrit de mon côté (Collin, 1909, p. 351 et fig. I), chez *Anoplophrya* (*Collinia*) *branchiarum*, partant du grain basal de chaque cil, un prolongement interne très ténu ou racine, formé sans doute par l'axe du cil et allant jusqu'au noyau. C'est là, très exactement, ce qu'on voit chez les Flagellés pourvus d'un rhizoplaste et aussi (mais avec moins de précision, par absence du grain distal) ce qui est réalisé chez *Actinophrys sol*. Je n'indique ces rapprochements, entre Ciliés-Héliozoaires, qu'à titre très problématique et à cause de l'absence presque complète encore de données rationnelles sur l'origine des Infusoires.

celle du noyau cinétique et du noyau trophique, qu'il ne m'appartient pas d'approfondir ici, car elle est sans rapports avec le sujet proposé.

3° Les *phénomènes du cycle.* En dehors du fait commun sans doute à tous les Protistes, de la possession d'un cycle évolutif à deux phases alternantes, l'une sexuée (gamogonique) et l'autre asexuée (agame), on trouve chez les Ciliés comme chez les Acinètes un ensemble de caractères donnant à ces deux groupes d'organismes un aspect d'étroite parenté : d'une part, la reproduction s'effectue, chez l'un et l'autre, par fissiparité binaire, ou encore par bourgeonnement simple ou multiple, jamais par une « schizogonie » vraie dans laquelle l'être parent se résout tout entier en un nombre plus ou moins grand de rejetons tous équivalents, à développement simultané. D'autre part, l'union sexuelle ne s'y montre précédée ni suivie d'aucun acte reproducteur à facies différent de la reproduction végétative normale ; c'est une simple « conjugaison » entre adultes, avec rénovation cytoplasmique partielle et karyogamie limitée aux produits dérivés du noyau sexuel. Quand, par hasard, l'union des noyaux somatiques se produit également pour des causes mécaniques (chap. V, p. 228), elle demeure inefficace. On ne connaît pas d'autre exemple d'un cycle présentant de pareils caractères.

Une conclusion s'impose : c'est que le groupe classique des « *Infusoria* » (Bütschli), comprenant à la fois Ciliés et Acinètes, et eux seuls, doit être conservé d'une manière intégrale. Je préfère cet ancien nom, ainsi bien précisé, à celui plus nouveau suggéré par Hickson (1902 et 1903) : « *Hétérokaryota* » ; car, par son étymologie même et son sens littéral, ce dernier terme peut produire une confusion fâcheuse avec des êtres très différents, qui possèdent eux aussi deux noyaux de valeur fort inégale, tels que certains des « *Binucleata* » d'Hartmann, par exemple les Trypanosomes.

B. Origine probable du groupe des Acinètes.

A priori, trois hypothèses peuvent être formulées au sujet des rapports réciproques entre Ciliés et Acinètes : ou bien les Acinètes représentent actuellement la forme ancestrale et primitive de la classe des Infusoires et c'est d'eux que procèdent les Ciliés par voie de descendance ; ou bien l'un et l'autre groupes reposent sur un passé commun, dérivant des mêmes ancêtres, mais par deux voies très divergentes ; ou enfin, les

Ciliés sont le groupe primitif duquel proviennent les Acinètes. C'est cette troisième et dernière hypothèse qui me paraît seule acceptable.

En laissant de côté les données qui n'ont plus aujourd'hui qu'un intérêt tout historique (prétendus « embryons de Ciliés » à facies d'Acinétiens, « phases acinétiformes » dans le cycle des Vorticellides, etc.), la question qui se pose me paraît la suivante : la structure des Acinètes, tant à l'état d'adultes qu'à l'état d'embryons, fournit-elle oui ou non quelque chose qui rappelle les Ciliés primitifs et qui puisse, à l'occasion, leur servir de point de départ ? A ceci, je répondrai par la négative absolue. La première chose en effet, ou au moins la plus saillante, que l'ensemble des Ciliés aurait dû hériter de la structure des Acinètes (si l'on suppose que ceux-ci sont les ancêtres véritables), c'est à coup sûr la ciliation. Or il est remarquable que, chez les embryons des Tentaculifères, la ciliation est toujours et uniquement formée de couronnes vibratiles transverses, perpendiculaires à l'axe principal de symétrie (ou « axe morphologique »), tandis que chez les Ciliés, surtout chez les plus simples comme organisation (Gymnostomes et Trichostomes aspirotriches) les rangs de cils sont toujours en lignes longitudinales, parallèles au grand axe, ou plus ou moins tordues comme cet axe lui-même, et à trajet hélicoïde. Ce n'est que chez les formes très étroitement spécialisées dont il sera question plus loin (*Cyclodinidæ* et « Péritriches » proprement dits), que la ciliation rappelle, soit de près, soit de loin, celle des embryons d'Acinètes.

Le même argument s'applique aussi, avec toute sa force, à l'idée formulée par Hæckel (**1866**), idée d'après laquelle Ciliés et Acinètes auraient pour ancêtres communs des organismes à la fois ciliés et tentaculés, comme sont, par exemple, les larves du genre *Sphærophrya*. Nous pouvons répliquer de même que l'ancêtre commun supposé aurait dû nécessairement transmettre aux deux branches du phylum une ciliation commune et à direction concordante ; ce qui n'est pas le cas dans la réalité.

Reste donc seulement la troisième hypothèse ; mais, dès lors qu'on l'admet, il faut aussitôt préciser de quel groupe actuel de Ciliés sont sortis les Acinètes. Les différents ancêtres proposés jusqu'ici, pour expliquer cette filiation (en ne tenant pas compte de mes notes préliminaires, **1907**, **1908**, **1909** *a* et *b*) se rapportent exclusivement au groupe des Gymnostomes : ce sont d'une part des formes « holotriches », à revêtement ciliaire complet et régulier, comme *Actinobolus radians* Stein et *Peitiadia mirabilis* Frenzel ; d'autre part des espèces à ciliation réduite, formant couronne transverse (genre *Mesodinium*) et que l'on

pourrait assez bien dénommer, je crois, les « pseudo-péritriches »: c'est le groupe des CYCLODINIDAE ; enfin des formes à face dorsale glabre et face ventrale aplatie et seule ciliée, que les anciens auteurs (STEIN en particulier) ont confondues longtemps avec les « hypotriches » : les CHLAMYDODONTIDÆ. Examinons l'une après l'autre ces possibilités diverses.

Les organes tentaculiformes d'*Actinobolus radians* nous sont fort heureusement mieux connus qu'au temps où STEIN (1867) les comparait d'emblée aux suçoirs des Acinètes, et qu'à celui où G. ENTZ (1882), ayant revu lui-même l'animal en question, tenait cette homologie pour certaine. Leur structure, étudiée d'une manière approfondie par ERLANGER (1890) a livré les faits suivants : chaque appendice comprend une partie protoplasmique en forme de mince filament cylindrique, assez fortement renflé à son point d'insertion sur le corps et tronqué au sommet (extrémité distale). Ce sommet porte une partie plus étroite et plus réfringente qui est un trichocyste capité terminé en tête d'épingle ; à l'état d'extension de l'appendice, il fait saillie presque en entier, mais il peut également rentrer dans le protoplasme pendant la rétraction. De la capitation terminale peut sortir une pointe aiguë, sétiforme, à la suite d'un éclatement naturel ou provoqué. On le voit, ces organes n'ont rien de comparable avec des tentacules suceurs, tels que ceux des Acinètes.

Peitiadia mirabilis FRENZEL, découverte par cet auteur (1891) dans un marais lagunaire de la République argentine, est à coup sûr une forme étrange. Il ne paraît pas improbable que les deux prétendus « tentacules capités » qui garnissent la face apicale et sont portés chacun au bout d'un appendice conique spécialisé, ne se trouvent être équivalents, quand on les connaîtra mieux, aux trichocystes capités d'*Actinobolus radians*. *Peitiadia* aurait alors sa place toute naturelle à côté de ce dernier genre et du genre, également mal connu : *Ileonema* STOKES. Rien n'indique toutefois, dans la disposition du revêtement vibratile, une parenté possible avec les Acinètes.

Beaucoup plus intéressante, sous ce rapport du moins, est l'analogie proposée par MERESCHKOWSKY (1882 et 1883) entre le genre *Mesodinium* et les Tentaculifères. Outre les « tentacules » prébuccaux dont la valeur est imprécise, mais qui fonctionnent bien certainement comme organes fixateurs et non pas comme suçoirs, ainsi que l'a remarqué avec raison MAUPAS, *Mesodinium pulex* (la plus ancienne espèce du genre) présente vers la partie médiane une ceinture circulaire d'appendices assez rigides

qui sont probablement des cirres (1). Cet ensemble pourrait être considéré comme ayant des rapports étroits avec les couronnes vibratiles transverses des embryons d'Acinétiens ; et ceci d'autant mieux, semble-t-il, que chez une autre espèce plus récemment décrite (*Mesodinium cinctum* Calkins, **1901**), il s'ajoute à cet appareil une couronne de cils libres. Maupas (**1882**) objecte à cette comparaison qu'en aucun cas les Acinètes ne paraissent posséder de cirres et n'ont jamais que des cils simples. Mais j'y vois, pour ma part, un autre inconvénient plus grave (car on peut concevoir sans peine la transformation des cils en cirres, et l'inverse) : c'est que, si l'on admet une telle phylogénie, une partie significative de la ciliation typique d'un grand nombre d'Acinètes, à savoir la « zone adorale », demeure inexpliquée. C'est ce qui me conduit à rejeter entièrement cette hypothèse.

Reste la tentative dont Bütschli est l'auteur (**1889**, p. 1938) et qui consiste à supposer que l'on peut faire dériver le groupe entier des Acinètes d'une Enchélyne à bouche ventrale et à ciliation « hypotriche », et ce par le moyen du genre *Hypocoma* considéré comme « sûrement très primitif » (*ibid.* p. 1869). J'ai déjà eu l'occasion (**1907**, p. CIII) dans une note préliminaire, de protester vivement contre cette dernière donnée qui ne me paraît plus appuyée par l'étude comparative des larves d'Acinètes, telle qu'elle est possible aujourd'hui au moins dans les grandes lignes. Même en partant d'un point de vue strictement morphologique et en écartant d'avance toute hypothèse phylogénique, ainsi que je me suis efforcé de le faire dans la première partie de ce travail, *Hypocoma* se manifeste comme le terme extrême d'une série elle-même très transformée et d'une haute complexité. L'analogie d'aspect avec certaines Enchélynes rampantes (par exemple les *Chilodon*) est évidente à première vue et se trouve même encore accrue du fait de la torsion secondaire asymétrique, chez deux espèces nouvelles que j'ai personnellement étudiées : *H. acinetarum* et *H. ascidiarum ;* mais une différence essentielle subsiste qui les sépare à jamais de tous les Chlamydodontides, y compris les *Chilodon :* c'est la ciliation péritriche. Et cela seul suffit à rendre inacceptable la dérivation séduisante proposée par Bütschli.

En dehors des Gymnostomides, dont l'impuissance radicale au point de vue de l'origine du groupe des Acinètes me paraît ainsi démontrée, un seul ensemble, à mon avis, peut fournir une solution : c'est celui des

(1) L'étude non encore faite de leur structure intime et de leur appareil basal permettrait seule de l'établir avec une entière certitude.

Péritriches (VORTICELLIDES *sensu lato*). Les raisons à faire valoir pour un tel rapprochement sont d'ordres très variés et je vais m'efforcer d'indiquer brièvement quelles sont les principales.

1° La ciliation fondamentale péritriche de toutes les larves d'Acinètes est un caractère si précis que je ne crois pas utile d'insister davantage et je me contente de renvoyer à l'étude comparative qui en a été faite au sujet de la reproduction (chap. IV, p. 136). Je rappelle que, selon moi (**1908**), cette ciliation correspond tout entière à l'anneau vibratile inférieur ou sub-médian, que développent les Vorticelliens pour « passer à l'état libre » et que l'on désigne en général sous le nom de frange locomotrice. Cette frange se compose, comme on sait, de plusieurs rangs de cils étroitement accolés et soudés en membranelles (ou « membranules », selon MAIER **1908**) ; mais on peut fort bien supposer que chez les Vorticelliens primitifs d'où sont sortis les Acinètes, les cils étaient indépendants. Cette formation existe à l'état permanent chez les Péritriches non fixés du groupe des Trichodines (famille des URCEOLARIDÆ) et chez quelques Vorticelliens vrais à vie toujours errante, tels que l'*Opisthonecta Henneguyi* (FAURÉ-FREMIET **1906**). Au contraire chez les formes fixées (*Epistylis*, *Cothurnia*, *Carchesium*, *Vorticella*, *Lagenophrys*, etc.), elle n'apparaît qu'à certaines phases du cycle, notamment chez l'un des produits après la reproduction, c'est-à-dire en quelque sorte comme chez les Acinétiens.

2° Il existe chez beaucoup d'embryons d'Acinètes, répartis dans des genres très divers (*Tokophrya*, *Acineta*, *Choanophrya*, *Metacineta*, *Ephelota*) un appareil vibratile supplémentaire, d'une importance physiologique probablement très faible, mais d'un grand intérêt au point de vue morphologique. J'ai nommé cette formation (**1907**, **1908**, **1909** et ici même chap. IV, p. 136) « zone adorale », la comparant avec l'organe de même nom chez les Vorticellides. Ce serait là en effet un organe transitoire, sans grande utilité actuelle, mais qui reparaît à chaque génération, au début du développement, comme simple « souvenir ancestral ». En connexion certaine avec cette zone adorale (qui a probablement disparu dans certains cas, sans laisser aucune trace), on retrouve çà et là, d'une manière très sporadique, une cavité ciliée ou non, que l'on peut interpréter comme une bouche rudimentaire. Telle est l'invagination ciliée aperçue par KEPPEN sur la face postérieure et dorsale des embryons d'*Acineta papillifera* et celle figurée par STEIN (**1851**), à deux reprises diverses, au pôle apical de la larve de *Tokophrya infusionum* ; le « cytos-

tome » d'Hertwig chez l'embryon d'*Ephelota* et celui non moins net d'une espèce d'*Hypocoma* (*H. acinetarum*), peut-être aussi la « fente ventrale » de la larve aplatie de *Dendrocometes* (Stein 1854 et Bütschli 1877) sont sans doute des formations de valeur très comparable. La position ventrale de l'invagination dans ces trois derniers cas (embryons très transformés) s'expliquerait probablement par un déplacement secondaire en rapport avec la forme très aplatie du corps.

3° L'appareil fixateur que j'ai montré plus haut (chap. III, p. 102) être par sa structure et son mode de formation entièrement homologue à celui des Vorticelliens à style non contractile (groupe des Acontractilia) se développe au même point, dans l'un et l'autre groupes, sur l'infusoire néofixé ; et ce point correspond, dans les deux cas aussi (au moins pour tous les types primitifs monaxones), à la partie située en avant dans la nage chez la forme mobile. Rappelons d'autre part que l'existence d'une *scopula*, et d'un style à faisceau strié qui en est la conséqucne, n'est connue nulle part ailleurs que chez les Acinètes et les Vorticellides.

4° La possession en commun, par les uns et les autres, de certains détails de structure assez particuliers, qui ne s'expliqueraient guère sans admettre une origine commune, vient encore s'ajouter, à titre complémentaire, aux arguments déjà cités. J'indiquerai en particulier les curieuses fibrilles basales de *Stylocometes* et l'appareil basilaire de soutien intracytoplasmique des individus vermiformes d'*Ophryodendron trinacrium* (chap. II, p. 29 et 30) que l'on ne parvient à rapprocher que du faisceau basal de myonèmes chez les Infusoires péritriches ; puis la structure bilaminée de la paroi tégumentaire, avec couche alvéolaire résistante et isolable, dans certains genres tout au moins (*Paracineta*, *Ephelota*) comme chez les *Epistylis* et les Operculaires ; enfin les stries annulaires et concentriques de la cuticule de revêtement, si répandues chez les Vorticelliens divers (*Scyphidia*, *Hastatella*, *Campanella*, *Cothurnia*, etc.) et qui se retrouvent sûrement chez deux Acinétiens : *Discophrya cylindrica* et *Discophrya cybistri* (pour cette dernière espèce, seulement chez la larve).

5° Enfin, les phénomènes spéciaux que présente à considérer le cycle évolutif, dans la série des Acinètes (prédominance presque exclusive de la reproduction par bourgeonnement simple ou multiple et d'autre part fréquence relativement très grande de la conjugaison totale, égale ou inégale) demeurent presque une énigme, si on ne les interprète comme étant le résultat de tendances déjà en germe dans le

cycle des Péritriches, et chez eux seulement parmi tous les Ciliés. Ce n'est pas que l'on puisse comparer directement avec un bourgeonnement d'Acinète un bourgeonnement de Cilié quel qu'il soit ; car on n'a pas encore trouvé, dans ce dernier groupe d'Infusoires, un seul cas bien avéré du phénomène de « changement d'axe », constant chez les Acinètes. Cependant l'examen très attentif des faits permet d'en recueillir çà et là quelques traces : tandis que chez les Vorticellides qui présentent des divisions très inégales (voir BÜTSCHLI 1889, p. 1579-80), le plan de division est toujours parallèle au grand axe, comme dans la division binaire égale, nous voyons chez *Spirochona* et chez les formes voisines, une forte obliquité du plan de division par rapport à ce même axe (1).

Resterait à savoir si les SPIROCHONIDÆ sont bien en réalité de proches parents des Péritriches, ainsi qu'on l'a toujours admis ? Je ne possède point les éléments pour trancher la question ; mais cette parenté provisoire étant supposée vraie, il est intéressant de remarquer que le bourgeonnement multiple de *Kentrochonopsis multipara* DOFLEIN (cas unique chez les Ciliés) fait inévitablement penser au bourgeonnement simultané multiple des diverses *Ephelota* et de *Trichophrya salparum* (chap. IV p. 159 et 177) (2).

Quant à la conjugaison, on ne connaît qu'un seul cas d'union totale isogame chez les Infusoires ciliés, celui de *Spirochona ;* tandis qu'il en existe assurément un certain nombre chez les Tentaculifères. Par contre la conjugaison inégale et totale, avec microgamète, si généralisée parmi les Vorticellides actuels, n'est connue jusqu'ici que chez un seul Acinétien : *Ephelota gemmipara* (chap. IV, p. 209 et 214). Ce sont en somme des processus qui ne sortent pas du groupe : Péritriches + Acinètes et contribuent à renforcer l'idée de leur dépendance réciproque.

Maintenant, par quels moyens pourrait-on concevoir, au moins d'une manière approchée, l'accomplissement du passage du Péritriche à l'Acinète ? Avant d'admettre une « théorie », il importe de montrer que les transformations qu'elle suppose réalisées peuvent en effet s'effectuer sans

(1) Un phénomène très comparable a été mis en évidence par PROWAZEK (1908) dans la division transversale égale d'un Infusoire aspirotriche : *Glaucoma scintillans* (voir aussi SCHEWIAKOFF, 1889, p. 33. et fig. 51 à 53, Pl. IV.).

(2) Récemment, SWAREZEWSKY (1912 p. 98 et fig. 10-11. Pl. IV) a décrit et figuré un curieux phénomène de bourgeonnement multiple chez un Tintinnide pélagique : *Dictyocysta elegans* ERHBG. Il me paraît qu'il s'agit là non pas d'un mode reproducteur régulier et normal, mais bien d'un processus de croissance dégénérative avec fissiparité incomplète, comme celui étudié par KEPPEN (1888) chez *Acineta papillifera* (voir plus haut. p. 176) ou par moi-même (1911, p. 476 et fig. 23, 24, 26. Pl. XI) chez *Paracineta patula*.

aucun préjudice grave pour les êtres dont il s'agit ; sinon elle serait incompatible avec l'existence du phylum.

Naturellement, nous devons penser que les ascendants directs des Tentaculifères n'étaient peut-être pas exactement semblables à nos Vorticellides actuels qui sont très spécialisés; mais c'étaient à coup sûr déjà de véritables « Péritriches », c'est-à-dire des organismes à ciliation réduite, par rapport à celle des Ciliés primitifs, et ne comprenant plus qu'une zone adorale tout autour du rebord supérieur ou péristome, une couronne locomotrice à plusieurs rangs de cils, située plus ou moins haut, et enfin une bordure en brosse (*scopula*) garnissant le pôle inférieur et capable de donner naissance à un style structuré. C'est en somme à peu près le facies du genre *Scyphidia*, ou du genre *Rhabdostyla* (ceci pour éviter de prendre une forme coloniale, comme les *Epistylis*, puisque nous ne connaissons point encore, au moins d'une façon courante, d'Acinètes coloniaux). Au contraire, les Infusoires aspirotriches proposés par Fauré-Fremiet (**1905**) comme pouvant être de Propéritriches (*Ancystrum*, *Hemispeira*) ne remplissent point ces conditions et ne peuvent guère, semble-t-il, être considérés comme la souche immédiate du groupe des Acinètes.

Quant au point capital, la naissance des tentacules, ou suçoirs, si caractéristiques du type Acinétien, deux hypothèses sont en présence : ou bien le groupe a débuté par des formes à un seul suçoir, comme sont encore actuellement les genres *Hypocoma* et *Rhynchœta*, ainsi que les *Choanophrya* et *Rhynchophrya* au stade jeune, et alors ce suçoir unique proviendrait directement de la bouche primitive; ou bien il y a eu d'emblée un nombre quelconque de suçoirs, tous pareillement néoformés et la bouche primitive a disparu par régression.

La première alternative a été soutenue par Bütschli (**1889**, p. **1938**) et aussi, partiellement, par Hickson (**1903**) ainsi que je l'ai dit plus haut (chap. II, p. 50) en traitant de la valeur morphologique des tentacules. Elle présente en apparence l'avantage d'une plus grande simplicité, mais en apparence seulement, puisqu'il faut toujours admettre, chez les formes qui succédèrent à ces formes « primitives » unitentaculées, la genèse d'autres suçoirs entièrement néoformés. D'autre part, l'hypothèse se présentait avec une extrême vraisemblance en faisant dériver, comme le pensait Bütschli, le groupe des Acinètes d'Infusoires gymnostomes (ce que j'ai montré plus haut être aujourd'hui inacceptable); elle est beaucoup moins séduisante en partant des Péritriches, dont

le long pharynx tortueux, alternativement dilaté et rétréci, et surtout à paroi mince, ressemble beaucoup moins au tube interne d'un suçoir que le pharynx d'une Enchélyne.

La deuxième alternative, qui est celle que je choisis (et que je crois seule d'accord avec les *faits* bien établis), ne me paraît pas, à tout prendre, beaucoup plus compliquée, ni plus invraisemblable. Car il suffit d'admettre (ce qui est légitime) que la bouche n'a régressé qu'à mesure que les suçoirs fonctionnaient davantage et que ceux-ci ont commencé par coexister avec elle. Ces êtres de transition auraient eu alors, peut-être, un aspect similaire à celui que Frenzel (1891) avait cru trouver réalisé chez sa « *Suctorella ciliata* » (voir au sujet de cet animal, chap. XIII, p. 426). Quant au fait que les suçoirs se rapprochent beaucoup plus d'une bouche de Gymnostome, c'est-à-dire de Cilié primitif, que d'un pharynx de Vorticelle, il s'explique fort aisément, et même le fait contraire aurait lieu d'étonner ; des organes d'absorption entièrement néoformés comme les tentacules d'Acinètes (que ce soient tous, ou tous moins un, la chose importe peu) ont dû nécessairement tenter de se constituer par la voie la plus simple, c'est-à-dire suivant un type conforme au type de la bouche des Ciliés primitifs, sans même qu'il soit besoin de faire intervenir le souvenir direct d'un ancêtre lointain.

Enfin, il est un argument qui me semble d'un certain poids, pour quiconque admettra, comme j'ai cru devoir le faire, l'origine des Acinètes aux dépens de Vorticellides ; si la bouche fonctionnelle chez l'ancêtre s'était effectivement transformée en suçoir, on ne devrait pas voir reparaître à chaque génération cette curieuse cavité d'existence si éphémère, mais dont la présence est constante chez certains embryons, comme je l'ai dit plus haut (p. 319). Ou si cette cavité ne doit pas être interprétée comme la bouche primitive qui régresse chez les descendants au cours de la métamorphose, de même qu'elle avait régressé à l'origine du groupe, sa signification demeure à jamais énigmatique.

C. Répartition des formes en séries naturelles.

La question de l'origine globale des Tentaculifères étant ainsi élucidée dans la mesure où le permettent les faits acquis jusqu'à présent, il importe de rechercher suivant quelles directions principales a dû s'effectuer l'évolution du groupe, s'il y a eu formation de séries divergentes ou d'une lignée unique, et quelles sont parmi les formes actuellement

représentées celles que l'on peut considérer comme étant plus primitives, c'est-à-dire plus voisines par leur structure d'ensemble du point de départ présumé.

Au cours de cet examen, j'ai cru devoir laisser entièrement de côté les anciennes divisions proposées par HAECKEL (1876) en MONACINETINÆ et SYNACINETINÆ, de même que celles de KENT (1880-82) en SUCTORIA proprement dits et ACTINARIA, ou encore celles de PLATE (1886) en RADIFORMIA et FASCICULIFERA. Abandonnées déjà par BÜTSCHLI et par SAND, et basées en effet sur des données morphologiques reconnues complètement inexactes, elles n'ont plus aujourd'hui qu'un intérêt tout historique.

En l'absence de documents fossiles pouvant nous éclairer sur le passé du groupe, les caractères utilisables ne peuvent être tirés que : 1° de la morphologie pendant le stade adulte ; 2° de la morphologie de l'embryon ; 3° de la façon particulière dont s'effectue le bourgeonnement, les autres modes reproducteurs étant sans aucun doute d'importance secondaire.

1° *Caractères tirés de la morphologie de l'adulte.*

En étudiant (chap. I, p. 16) l'orientation morphologique des divers Acinétiens et en même temps leur symétrie, nous avons pu constater que les formes les plus simples, géométriquement parlant, sont les formes sphériques (homaxones). Or elles ne sont certainement pas des formes primitives au point de vue phylogénique ; elles résultent en effet d'adaptations secondaires, soit à la vie errante et non fixée, soit au parasitisme. Un exemple fort net, concernant le premier cas, a été signalé par moi (1911) : c'est celui des exemplaires flottants à corps sphérique et tentacules disséminés (formes « Sphærophryoïdes) que l'on peut obtenir en culture aux dépens d'une espèce normalement bipolaire et fixée, *Tokophrya infusionum*. Un exemple du deuxième cas est le curieux genre *Tachyblaston* qui, d'ordinaire sphérique, comme toutes les formes à existence endoparasitaire, tant qu'il demeure à l'intérieur de l'hôte, redevient aussitôt monaxone dès qu'il en est sorti (« stade *Acinetopsis* » de MARTIN 1909 *b*, et individus vermiformes qui en proviennent par bourgeonnement). Du reste la présence extrêmement inconstante de l'appareil pédonculaire chez diverses *Podophrya* et son absence complète chez les *Sphærophrya* (deux genres à corps sphérique, le dernier composé en partie d'espèces endoparasites) confirment pleinement ces données.

D'autre part, les diverses symétries rayonnée, bilatérale et irré-

gulière, ne sont certainement pas, elles non plus, primitives, mais proviennent toutes ensemble de la symétrie monaxone, symétrie fondamentale de l'ancêtre Vorticellien. Elles résultent simplement d'une croissance inégale suivant diverses directions et l'on peut les obtenir pour ainsi dire à volonté, ainsi que je l'ai montré (**1911**) pour *Discophrya elongata*, *Discophrya Steinii*, *Tokophrya infusionum* et *Paracineta patula*. Je serais même fort enclin à voir dans des phénomènes dégénératifs de « croissance hypertrophique », semblables à ceux produits dans mes cultures, mais héréditairement fixés, l'origine effective d'un certain nombre d'espèces à corps irrégulier, lobulé ou rameux, telles que les grandes *Trichophrya* (*Tr. epistylidis*), *Lernœophrya*, *Astrophrya* et *Dendrosoma radians*.

Enfin, dans un même groupe et dans une même lignée (toutes autres considérations mises à part), on devra considérer comme étant plus primitives les formes à tentacules également répartis, par rapport aux espèces à tentacules fasciculés (voir une confirmation dans le développement des embryons, chap. IV, p. 181) ; de même les types à tégument non détaché par rapport à ceux pourvus d'une loge ou d'une coque, ces différenciations étant sans doute acquises à une date plus récente (1).

Au contraire la présence ou l'absence de style et même de plaque basale ne saurait être un indice très certain quant aux rapports phylogéniques ; car si l'on peut d'une part considérer ce caractère comme « primitif », c'est-à-dire indiquant que l'ancêtre Vorticellien était lui-même sessile ou pédonculé, aucune raison valable n'empêcherait non plus de penser que d'Acinétiens sessiles ont pu naître, dans certains cas, des formes nouvelles avec un style progressivement plus développé ; ou au contraire que des formes astyles ont pu prendre origine aux dépens d'autres antérieures pourvues d'un pédoncule. J'ai même prouvé (**1911**) la réalisation effective du dernier de ces 2 cas, par voie expérimentale, pour *Tokophrya infusionum*, *Tokophrya cyclopum*, *Discophrya elongata* et *Discophrya Steinii*. Une conclusion pareille peut être formulée, à titre d'induction logique extrêmement vraisemblable, pour une petite espèce, seule sessile dans un genre tout entier pédonculé : *Ephelota sessilis*, com-

(1) Une réserve doit être faite, au moins provisoirement, pour certaines formes très spéciales du *g. Thecacineta* Si l'on arrivait à montrer qu'elles descendent directement de Péritriches à coque, tels que les Cothurnies (cf. *T. calix*, *T. cothurnioides*, etc.), il faudrait par là même admettre que l'enveloppe protectrice est un héritage ancestral direct et non une néoformation, d'origine secondaire. Du reste, même en ce cas, le point de vue ne saurait être que très peu différent, l'Infusoire étant regardé comme « plus évolué », en tant que descendant d'ancêtres eux-mêmes plus évolués. Mais rien ne prouve, pour le moment, qu'il ne s'agisse pas là de phénomènes de convergence.

mensale des Pyrosomes. Mais il arrive le plus souvent que les documents font défaut pour établir un diagnostic.

2° *Caractères tirés de la morphologie des embryons.*

Pour un ensemble de raisons déjà données (chap. XI, p. 314), les caractères tirés de la morphologie larvaire sont d'une importance dominante vis-à-vis de ceux fournis par la morphologie de l'adulte. Nous pourrons néanmoins être très bref à leur sujet; car l'ordre d'enchaînement logique qui nous a permis (chap. IV, p. 139) de classer les divers embryons en quatre séries à structure et symétrie de plus en plus complexes, me semble correspondre, à très peu de chose près, à ce que l'on peut regarder comme leur ordre de dérivation, au point de vue phylétique. La première série en effet (embryons monaxones) doit être considérée comme étant de beaucoup la plus proche de l'ancêtre Vorticellien, par tous ses caractères (forme générale du corps, rangs de cils peu nombreux, position des ceintures et de la zone adorale, etc.), tandis que les deuxième et troisième séries sont déjà plus transformées et la quatrième enfin, tout à fait aberrante. Cette dernière correspond même, d'une manière au moins probable, à une souche différente, bien que toujours comprise dans le groupe des Péritriches.

3° *Caractères tirés du mode de bourgeonnement.*

Nous avons distingué (chap. IV, p. 153) trois modes de bourgeonnement : bourgeonnement externe, bourgeonnement interne et une étape intermédiaire, ou bourgeonnement demi-interne. On pourrait croire *à priori* que le bourgeonnement externe est, par définition même, le mode le plus primitif, car c'est de beaucoup le plus simple au point de vue morphologique. Bütschli (1889, p. 1888 et suiv.) en avait jugé ainsi, en pensant rencontrer dans le groupe des Acinètes, toute la série des stades, depuis la fissiparité binaire égale comparable à celle des Ciliés, jusqu'au bourgeonnement interne. Mais depuis que j'ai montré (chap. IV, p. 154) que le bourgeonnement des Acinètes semble avoir, sous toutes ses formes, pour caractéristique essentielle et constante le phénomène du changement d'axe, on peut dire sans paradoxe que le bourgeonnement externe est presque aussi différent de la fissiparité des Ciliés que l'est de cette dernière le bourgeonnement interne. Si l'on considère d'autre part que tous les embryons formés par bourgeonnement externe appartiennent, sans aucune exception, à la quatrième séric, c'est-à-dire à

celle qui se trouve la plus éloignée des formes primitives, tandis que tous les embryons typiques (première, deuxième et troisième séries) sont exclusivement produits par bourgeonnement interne, on en viendra à se demander si ce dernier mode ne constituerait pas, en dépit des apparences, le mode primitif et fondamental de reproduction des Acinètes. Les cas de bourgeonnement demi-interne, tels que ceux présentés par *Sphærophrya stentoris*, *Paracineta homari* et *Paracineta crenata* devraient alors s'interpréter comme des stades d'extériorisation progressive (secondaire) de l'embryon interne.

Le fait de la présence d'un cas bien constaté de bourgeonnement interne chez une forme qui ne peut être qu'à la base d'une série naturelle indéniable, formée par les espèces du genre *Paracineta* (*P. limbata*), alors que tous les autres membres de cette même série sont à embryons externes, ou au moins demi-externes, me paraît fort démonstratif. C'est un argument probant dans le sens que j'indique.

En combinant entre eux, par ordre d'importance, ces trois sortes de caractères (ceux provenant de l'adulte, ceux provenant de l'embryon et ceux qui sont tirés du mode reproducteur), on arrive à dégager une conception d'ensemble de la phylogénie du groupe que je résumerai ainsi :

Les Acinètes sont tous issus d'ancêtres péritriches ; mais, parmi eux, les plus voisins de la souche primitive (au moins telle qu'elle est représentée par les Vorticellides actuels) se trouvent être précisément tout l'ensemble des formes à reproduction interne (embryons peu transformés). Au contraire, les plus éloignés de cette même origine (à embryons très aberrants) se reproduisent exclusivement, à une seule exception près, par divisions externe, ou au moins demi-externe.

On aurait pu donner à ces deux catégories (que je désignerai provisoirement comme « sous-groupes », et non comme sous-classes) les noms de SUCTORIA « ENDOGENEA » et « EXOGENEA ». Ces noms, assez exacts dans l'ensemble, ne le sont pas dans le détail, si on les prend au pied de la lettre, puisque le mode de bourgeonnement n'est pas le caractère essentiel et unique différenciant les deux séries. Aussi bien est-il préférable de conserver à celles-ci leur caractère indéfini et quelque peu flottant, jusqu'à ce que des recherches nouvelles aient permis de préciser, et de n'en pas faire, pour le moment, des unités systématiques.

D. Filiation hypothétique.

On ne saurait résumer, dans un tableau d'ensemble, que quelques aperçus sur les rapports phylogéniques (ou génétiques) des diverses familles entre elles ; l'exposé des relations existant entre les genres, ou entre les espèces d'un même genre, nous entraînerait beaucoup trop loin et surtout formerait, faute de documents suffisants, une ébauche trop disparate. Il existe en effet un grand nombre de formes dont le mode reproducteur nous est totalement inconnu, ou encore est décrit avec si peu de précision qu'il est presque inutile d'essayer d'en tenir compte. La description des larves est encore plus imparfaite, pour la majorité des cas. Toutes ces formes mal connues ne peuvent être classées que par voie d'analogie et un peu au hasard.

J'admettrai en principe, comme répondant à des lignées que l'on peut considérer comme séries naturelles, la plupart des familles proposées par Bütschli et par Sand, non sans y faire, çà et là, d'assez graves modifications; mais les « groupes de familles » constitués par l'auteur belge (**1901**, p. 136-137), de même que son « arbre généalogique » (*ibid.* p. 139) ne sauraient que difficilement s'accorder avec la conception de l'origine des Acinètes que je défends ici.

Sand place à l'origine de sa classification des Suceurs la famille des *Dendrocometidae* (*Dendrocometina* Bütschli), comme étant la plus proche du type Héliozoaire. La transition doit s'opérer, à partir d'*Acanthocystis*, par les deux espèces du genre « *Heliocometes* » Sand, dont l'une mènerait en ligne droite à *Dendrocometes*, la deuxième à *Stylocometes*. Or, je montrerai plus loin (chap. XIII, p. 225) que, de ces deux espèces, l'une est une forme problématique, actuellement inclassable et l'autre.... quelque chose de très différent de ce que son auteur pensait. J'estime avec Bütschli et aussi avec Doflein (**1901**) que les *Dendrocometidae* n'ont rien de primitif et constituent un petit groupe à part, extrêmement transformé. Je les place au voisinage des *Ophryodendridae*, auxquels par leur structure (les « bras » étant l'exact équivalent des « trompes ») et par leurs embryons ils ressemblent beaucoup. L'une et l'autre famille dériveront aisément des *Trichophryidae* (*Dendrosomina* Bütschli).

Ces derniers animaux, à part l'absence de pédoncule et le défaut de symétrie (ce second caractère résultant sans doute du premier : Collin **1911**, p. 481), sont les plus proches parents des *Acinetidae* (*Acinetina* de Bütschli et de Sand), ainsi que l'indique fort nettement l'étude des embryons (chap. IV, p. 145). Mais je m'abstiendrai de décider si

l'une des deux familles (et laquelle) a pu engendrer l'autre ; ou si toutes deux proviennent, par des voies différentes, d'ancêtres très rapprochés. C'est là, pour le moment une énigme insoluble.

Reprenant l'ancien genre *Discophrya* LACHMANN, que BÜTSCHLI (**1889**, p. 1929) avait fait rentrer dans son genre nouveau : *Tokophrya* (duquel probablement il dérive en effet) je l'ai institué comme type d'une famille indépendante, celle des *Discophryidae*, dont les membres se reconnaissent à la largeur de leurs suçoirs, et aussi (en partie) à l'aide de caractères fournis par les embryons.

Dans ces cinq premières familles, qui répondent ensemble à mon « premier sous-groupe », la reproduction a lieu, sans aucune exception connue, par embryons internes.

Dans les trois suivantes et dernières (« deuxième sous-groupe ») se trouvent maintenant réunies toutes les formes à embryons externes. Ce sont : d'une part les *Podophryidae* (*Podophryina* BÜTSCHLI) rendues plus homogènes par l'exclusion d'*Endosphæra*, dont l'embryon rappelle celui des *Acinetidae* (chap. XII, p. 363) et aussi par l'adjonction des genres *Paracineta*, *Metacineta*, *Urnula*, qui ne m'ont point paru devoir former des groupes distincts ; d'autre part, les *Ephelotidae* (*Ephelotina* SAND) isolées avec raison par cet auteur, tânt pour leur mode de reproduction par embryons externes, multiples et simultanés, que pour leurs très curieux appendices préhenseurs (Fangfäden) entourant les suçoirs ; enfin les *Hypocomidae* (*Hypocomina* BUTSCHLI) qui forment la terminaison naturelle de cette série, puisqu'on ne peut les faire dériver que des larves *Ephelota* (chap. IV, p. 152).

J'ai tenté de rendre accessible, d'un seul coup d'œil, cette conception, dans le tableau suivant :

PHYLOGÉNIE DES ACINÈTES

FORME ANCESTRALE	GENRE SOUCHE	FAMILLES	SOUS-GROUPES
VORTICELLIDES *acontractiles* (sessiles ou pédonculés)	*Tokophrya*	**Acinetidae** **Discophryidae**	N° 1
	Trichophrya	**Trichophryidae** **Ophryodendridae** **Dendrocometidae**	
	? (formes marines voisines de *Paracineta*)	**Podophryidae** **Ephelotidae** **Hypocomidae**	N° 2

CHAPITRE XII

RÉVISION DES FAMILLES, GENRES ET ESPÈCES

Famille I : **Acinetidæ**

(*Acinetina* Bütschli 1889 et Sand 1901, *pro parte*)

Ce groupement qui comprend les Acinètes les plus typiques et en particulier le grand genre *Acineta*, est peut-être aussi le plus difficile à bien caractériser. Ce sont en général des Infusoires de forme grêle et à tégument mince, pourvus de suçoirs également grêles, rectilignes (rarement flexueux par suite de leur mobilité), capités, le plus souvent fasciculés, quelquefois peu nombreux, voire même totalement absents chez les genres parasites. Il existe presque toujours (sauf chez le premier genre et chez les deux derniers) une enveloppe protectrice (*loge* ou *coque*) sessile ou pédonculée. La reproduction a lieu par *embryons internes*, chez tous les genres du moins où nous la connaissons. Les larves sont en général pourvues de couronnes ciliaires peu nombreuses, groupées à la région moyenne du corps (type « péritriche » des plus anciens auteurs) et beaucoup ont conservé la symétrie primitive *monaxone*, ou la présentent peu altérée.

Genre I. **TOKOPHRYA** Bütschli, *emend.* Collin.

(*Tokophrya* Bütschli 1889 et Sand 1901, *pro parte*)

Au lieu de comprendre comme à l'origine *tous* les Acinétiens pédonculés sans coque et se reproduisant par embryons internes, ce nom de genre sera restreint au *troisième groupe* indiqué par Bütschli et par Sand, c'est-à-dire aux espèces « *à corps piriforme ou pyramidal, avec tentacules fasciculés* (un à quatre faisceaux) *tous groupés à la face apicale* ». Le style est à faisceau massif, d'ordinaire assez mince et isodiamétrique sur presque toute son étendue ; les embryons sont ovoïdes et toujours presque monaxones, avec tendance cependant à la bilatéralité, par le développement inégal des deux faces opposées. « Zone adorale » souvent bien nette, implantée latéralement. L'orifice de sortie du parent est *toujours apical* (1).

(1) Les premier et deuxième groupes du genre *Tokophrya* Bütschli, passent de droit au genre *Discophrya* Lachmann (voir plus loin, p. 365) dont la priorité paraît incontestable.

Les espèces sont les suivantes :

1) **Tokophrya quadripartita** (Cl. et L.)

(Voir fig. X *a*, p. 71).

« Phase Acinète d'*Epistylis plicatilis* » STEIN, 1854.
« Acinète à style » d'UDEKEM, 1856.
Acineta tuberosa WEISSE, 1847, (non Ehrenberg.)
Podophrya quadripartita. CLAPARÈDE et LACHMANN, 1858-60, etc.
Acineta quadriloba STEIN, 1859.
— *quadripartita* STEIN, 1867.
Tokophrya quadripartita (Cl. et L.) BÜTSCHLI, 1889, SAND, 1901, FILIPJEV 1910, COLLIN 1911.

Cette espèce varie peu. Je crois avec BÜTSCHLI (1876) contre SAND (1901) à l'existence constante de trois vacuoles pulsatiles ; il y en a six seulement quand il existe un embryon. Celui-ci est toujours péritriche (voir sa structure p. 140 et fixation p. 182), jamais « *soit holotriche, soit très petit et dépourvu de cils* », comme l'écrit SAND (1901, p. 263). Peut-être l'auteur faisait-il allusion au prétendu « bourgeon basilaire » décrit par CLAPARÈDE et LACHMANN, revu par moi aussi et qui n'est qu'un *parasite* (chap. VIII, p. 308).

Sur la structure particulière que revêt quelquefois le macronucléus, voir figure 96 (pl. V) et 1911 (Pl. X, fig. 15 à 19).

2) **Tokophrya pyrum** (Cl. et L.)

Podophrya pyrum CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-60).
Tokophrya pyrum (Cl. et L.) BÜTSCHLI (1889). SAND (1901).

3) **Tokophrya diaptomi** (Kellicott)

Podophrya diaptomi KELLICOTT (1885).
Tokophrya diaptami (Kellicott), SAND (1901).

4) **Tokophrya infusionum** (Stein)

(Voir fig. XIV, p. 92).

« Stade Acinète de *Vorticella microstoma* » STEIN (1851).
« *Podophrya fixa* » (O. F. Müller). } Stein (1854) *pro parte.*
« *Actinophrys sol* » (Ehrenberg). }
Acineta infusionum STEIN (1859).
Podophrya infusionum (Stein) ENGELMANN (1862), KENT (1880-82).
Acineta gelatinosa BUCK (1884) non Swarczewsky (1908).
Tokophrya infusionum (Stein) BÜTSCHLI (1889, p. 1929). SAND (1901), COLLIN (1911).
Trichophrya infusionum (Stein) BÜTSCHLI (1889, p. 1912.)
Podophrya fixa (Müller). } DANGEARD (1890).
Trichophrya angulata (?). }

J'ai fait connaître (1911) et d'une manière assez complète pour qu'il n'y ait plus lieu d'y revenir ici, l'histoire des variations vraiment étranges de cette espèce très polymorphe qui reçut tant de noms divers, soit sous sa forme astyle, soit sous forme pédonculée. On ne saurait proposer là aucun classement par « *variétés* », puisqu'il s'agit de simples aspects

correspondant à des phases définies du cycle évolutif et provenant tous les uns des autres. La diagnose de SAND (**1901**, p. 266) est correcte pour le type, mais ne saurait évidemment concerner que lui seul. (Pour l'embryon, déjà bien observé par BUCK et par DANGEARD, voir les détails complémentaires chap. IV, p. 139 et fig. XXXII, p. 138).

5) **Tokophrya cyclopum** (Cl. et L.)

« Acinète de *Cyclops quadricornis* », STEIN (**1854** fig. 38-41, Pl. III).
Podophrya cyclopum, CLAPARÈDE et LACHMANN (**1858-60**).
Acineta cyclopum STEIN (**1859**).
Tokophrya cyclopum (Stein), BÜTSCHLI (**1889**), SCHEWIAKOFF (**1893**), COLLIN (**1908** et **1911**), etc, SAND (**1901**) *pro parte*.

J'adopte pour cette espèce des limites beaucoup plus strictes que celles proposées avant moi par SAND (**1901**, p. 264 et suiv.). J'élimine en particulier *Tokophrya lemnarum* et sa synonymie (voir ci-dessous, p. 333) et surtout *Choanophrya infundibulifera* (anciennement « *Podophrya* » : HARTOG, **1881**). C'est par suite d'une confusion tout à fait inexplicable avec cette dernière forme que SAND décrit, chez *Tokophrya cyclopum*, des tentacules cylindriques « plus ou moins capités, *quelquefois terminés en entonnoir* » et « quelquefois reliés entre eux », de faisceau à faisceau par des « *suçoirs intermédiaires* ». Tous ces détails sont inexacts et doivent être supprimés.

Par *Tokophrya cyclopum*, je désignerai donc exclusivement la forme brévistyle des *Cyclops*, *Diaptomus* (VOIGT, **1902**) *Gammarus* (SAND, **1901**) à qui ce nom s'applique en toute certitude. L'identité de cette espèce avec les formes longistyles que l'on rencontre au voisinage sur les plantes aquatiques (voir *Tokophrya lemnarum*) ne me paraît reposer jusqu'ici sur aucun fait indubitable.

En dehors des individus atrophiques avec un seul faisceau tentaculaire (COLLIN, **1911**) ou au contraire hypertrophiques, avec trois ou quatre faisceaux (CLAPARÈDE et LACHMANN, **1858-60**), je distinguerai du type normal :

1° Comme variété *patagonica* (*nov. var.*) la forme avec couronne basale de suçoirs en plus des deux faisceaux, décrite par G. ENTZ *senior* (**1902**, pl. VI, fig. 5 et 6) sur *Cyclops spinifer* Daday, des lacs de Patagonie (1) ;

2° Comme variété *actinostyla* (*nov. var.*) celle que j'ai rencontrée moi-même en une seule localité (étang de Vernois, Côte-d'Or) pêle-mêle

(1) Je n'ai jamais réussi à trouver sur le type la disposition *spiralée* des tentacules de chaque faisceau, telle que la représente ENTZ, à la fois pour cette forme (voir les deux figures citées) et pour son *Acineta tripharetrata* (*ibid*, fig. 6, Pl. V). La *ligne* hélicoïde dessinée par l'auteur (peut-être est-ce un schéma ?) me paraît surtout irréelle.

avec le type, mais plus rare, et s'en distinguant sans peine par les curieuses baguettes rayonnantes qui surmontent le pédoncule, refoulant devant elles le corps protoplasmique (Sur cette structure particulière, voir chap. III, p. 112 et fig. XXII, p. 113).

Le style n'est nullement ici « *creux et homogène* » comme l'affirme à tort SCHEWIAKOFF (1893) mais au contraire rempli par un *faisceau strié massif* (voir p. 105 et fig. X *b*, p. 71, XXII, p. 113 et XXV, p. 121).

Sur la morphologie de l'embryon, sa fixation, son développement, voir p. 139, 182, 188 et fig. XXXI, p. 137 ; sur la conjugaison et ses différents stades, fig. 1 à 7 (pl. I) et fig. 79 à 91 (pl. V) ; sur la structure nucléaire (microsomes et leur fusionnement, macrosomes, « grains pariétaux », etc.) mêmes fig. et p. 70, 72, 75 et 82.

6) **Tokophrya lemnarum** (Stein)

« Stade Acinète de *Vorticella nebulifera* » STEIN (1854) (1).
« — d'*Epistylis* (*Opercularia*) *nutans* » STEIN (1859).
« Acinete der Wasserlinsen » STEIN (1854).
Acineta lemnarum, STEIN (1859), KENT, BÜTSCHLI, etc...
Podophrya mollis, KENT (1880-82).
Tokophrya lemnarum (Stein), G. ENTZ *senior* (1902).
Tokophrya cyclopum (Cl. et L.) SAND (1901) *pro parte*.

J'hésite à ajouter encore à cette liste synonymique :

« Stade Acinète d'*Epistylis branchiophila* » STEIN (1854).
= *Acineta phryganidarum*, STEIN (1859).
= *Podophrya phryganidarum* (Stein) KENT (1880-82).

l'auteur même ayant certifié, après un nouvel examen (STEIN 1867, p. 105) qu'il s'agit bien « d'une espèce distincte à la fois de *T. cyclopum*, de *T. quadripartita* et de *T. lemnarum* ». Cette forme trouvée par lui sur des larves de Phryganides et aussi de Chironomes, toujours en compagnie d'*Epistylis branchiophila*, ne semble pas avoir été revue depuis cette époque éloignée ; c'est pourquoi je laisse en suspens la question de son autonomie réelle ou supposée. R. SAND en fait un synonyme de *Tokophrya cyclopum*.

G. ENTZ (1902, p. 464 et suiv.) discute fort longuement, d'après les exemplaires trouvés par lui dans le lac Balaton (Hongrie), la question de savoir s'il faut ou non homologuer *T. lemnarum* avec *T. cyclopum*. Il considère comme caractéristique de la première espèce, outre la taille beaucoup plus grande et le style bien plus long par rapport aux dimen-

(1) La fig. 34, Pl.III, de STEIN (1854) avec tentacules irradiés sur la surface entière du corps (qui est ici exactement sphérique) me paraît concerner plutôt une des multiples apparences de *T. infusionum* ; (Cf. COLLIN, 1911, fig. I *c*). Nous ignorons cependant jusqu'à quel point s'étendent les variations possibles de *Tokophrya lemnarum*.

sions du corps : *a*) le tégument épais, souvent ridé, parfois soulevé inférieurement chez certains exemplaires, tout à fait comme la *loge* d'un véritable *Acineta ; b*) un macronucléus ovoïde, réniforme ou rubané (non

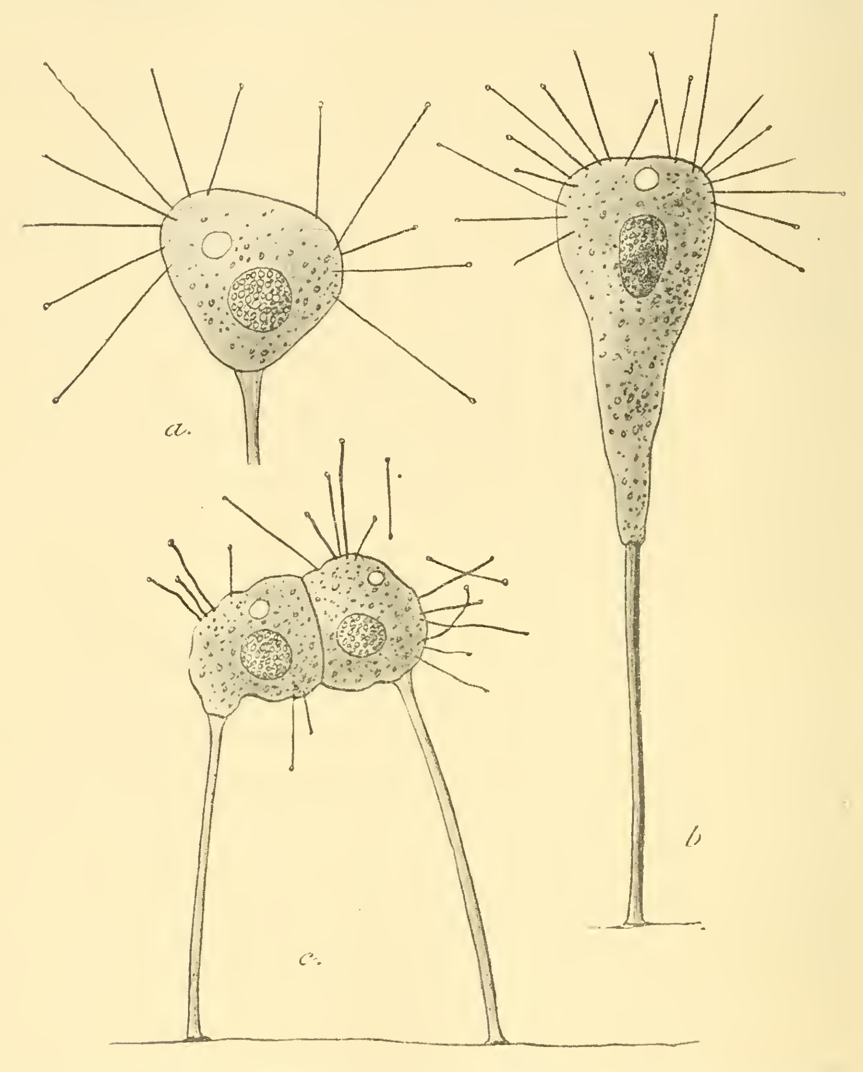


FIG. LXXXI. *Tokophrya lemnarum* (STEIN) ; *viv.* ; *a*, jeune exemplaire × 700 (style incomplet) ; *b*, grand exemplaire adulte, de forme très allongée × 450 ; *c*, couple en conjugaison × 450 (certains tentacules sont tordus par altération nécrotique, à la suite d'observations trop prolongées ; d'autres se sont détachés par phénomène d'autotomie).

sphérique comme chez *T. cyclopum*) ; *c*) enfin plusieurs micronucléi (trois à cinq) au lieu d'un seul. Les embryons, sauf la taille, sont identiques de part et d'autre. L'auteur conclut que ces différences peuvent tenir

en grande partie au milieu différent où évoluent ces deux formes : l'une, vivant fort à l'aise sur les végétations flottantes (en particulier les racines de *Lemna*) et entourée de proies abondantes et faciles, atteindrait un plus ample développement ; l'autre, fixée sur un support mobile et sans cesse ballottée, n'ayant qu'une nourriture probablement précaire, se maintiendrait à l'état jeune par une sorte de « *néoténie* ». « N'oublions pas toutefois, dit G. ENTZ en terminant, que tout cela est possible ; même probable, non *démontré* ».

C'est pourquoi j'ai cru devoir maintenir, au moins provisoirement, l'autonomie complète de *Tokophrya lemnarum*, en attendant le résultat d'études expérimentales qui, seules, pourront un jour (dans l'un ou l'autre sens) donner la preuve définitive.

Je ne connais *T. lemnarum* que sous sa forme à tégument non détaché (forme *P. mollis* Kent) pour l'avoir rencontrée sur racines de *Lemna*, dans une mare attenant à l'étang de Vernois (Côte-d'Or) et par ailleurs abondamment peuplée de *Cyclops quadricornis* avec *T. cyclopum*, (Voir fig. LXXXI *a* à *c*,). Certains exemplaires se montraient sub-globuleux, d'autres plus allongés ; le style atteignait en moyenne deux fois la longueur du corps. Il est à remarquer (en faveur de la liaison possible avec *T. cyclopum*) que CLAPARÈDE et LACHMANN (*Etudes* (III). Pl. II fig. 7, 8 et 9, p. 110) ont trouvé, sur racines de *Lemna*, une forme brévistyle tout à fait comparable à celle qui vit sur les *Cyclops*.

7) **Tokophrya carchesii** (Cl. et L.)

Podophrya carchesii, CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-60).
Tokophrya carchesii (Cl. et L.), BÜTSCHLI (1889), SAND (1901).

Cette curieuse forme qui possède une symétrie *bilatérale* par suite de la présence d'un faisceau de suçoirs unique et situé excentriquement, n'est pas sans ressemblance avec les formes atrophiques de *Tokophrya cyclopum*, pourvues aussi d'un seul faisceau (COLLIN 1911). La morphologie très spéciale de l'embryon (voir chap. IV, p. 153) ne permet point cependant de douter de son existence comme espèce autonome, actuellement fixée. Elle pourrait provenir de quelque autre *Tokophrya* (par ex. *T. cyclopum*) par une adaptation étroite aux conditions de vie toutes spéciales qu'elle rencontre sur la tige des Vorticelliens contractiles du genre *Carchesium*.

8) **Tokophrya flexilis** (Kellicott,

Podophrya flexilis KELLICOTT (1887).
Tokophrya flexilis (Kellicott), BÜTSCHLI (1889), SAND (1901).

Espèce à tentacules réduits en nombre et encore trop peu connue ; sa place ici est incertaine.

Toutes les TOKOPHRYA (*sensu stricto*) sont donc exclusivement jusqu'ici des espèces habitant l'*eau douce*, et l'on peut fort bien supposer qu'elles sont elles-mêmes issues des Péritriches d'eau douce.

Genre II. **ACINETA** EHRENBERG, *emend.* COLLIN

(*Acineta* BÜTSCHLI **1889** et SAND **1901**, *pro parte*)

Conformément aux lois de la nomenclature, le nom de genre *Acineta* doit rester à l'espèce la plus anciennement décrite : *Acineta tuberosa* (EHRENBERG, **1833**), ainsi qu'aux formes très voisines, *à corps protoplasmique à peu près entièrement inclus dans une loge sans bord libre*, et en même temps *plus ou moins fortement* « *comprimé* » (c'est-à-dire aplati dans le plan frontal), *avec généralement deux faisceaux de tentacules. La reproduction a lieu toujours par embryons internes*. J'en ai donc éliminé : d'une part les espèces du « premier groupe » de BÜTSCHLI et de SAND, lesquelles ont d'ailleurs trouvé place dans mon genre *Paracineta* (COLLIN, **1911**) ; d'autre part, quelques espèces du « deuxième groupe » des mêmes auteurs, lesquelles sont entrées à leur tour dans les deux genres nouveaux *Periacineta* et *Thecacineta* (COLLIN, **1909** *c*).

Ainsi restreint, le genre *Acineta* forme un tout bien homogène et composé d'espèces fort étroitement parentes ; il cesse d'être une sorte d' « asile de nuit », selon l'expression pittoresque de CLAPARÈDE et LACHMANN (*Etudes* III p. 251) et comme un déversoir où l'on accueille sans distinction les gens de toutes provenances, qui n'ont point d'autre abri. Mais comme les espèces qui y rentrent sont encore assez nombreuses (on en compte environ vingt-cinq, et ce chiffre sera de beaucoup dépassé, pour peu qu'on s'en occupe) j'ai cru avantageux de les subdiviser comme suit :

1° tentacules nettement fasciculés = 1er *groupe :*

2° tentacules dispersés ou en ligne = 2^e^ *groupe.*

PREMIER GROUPE :

1) Acineta tuberosa Ehrenberg

Acineta tuberosa, EHRENBERG (1833), STEIN (1854), FRAIPONT (1877-78), BÜTSCHLI et SAND (*pro parte*), etc...
Acineta cucullus, CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-60), HERTWIG (1876).
Acineta poculum, HERTWIG (1876), KENT (1880-82).
Acineta fœtida MAUPAS (1881), ENTZ (1884), FLORENTIN (1899), etc...
Acineta corrugata STOKES (1894) ?...
Acineta sp. ? GRUBER (1884).
Acineta sp. ? PROWAZEK (1900). (1).

Il est assez difficile de limiter exactement cette espèce très polymorphe, cependant l'une des plus communes parmi les Tentaculifères marins ; la forme que l'on rencontre d'ordinaire sur les Algues, Bryozoaires, Hydraires, les Pantopodes, les Salpes, les byssus de Mollusques, les Crustacés ascidicoles et autres, et que l'on peut (je crois) considérer comme *type*, est celle décrite avec soin par FRAIPONT (1877-78), appelée depuis par SAND (1901, p. 362) variété *Fraiponti*. Elle est caractérisée par ce fait que le corps reste toujours adhérent à la loge à la fois au pôle inférieur (point d'insertion du style) et aux deux angles supérieurs (point d'émergence des tentacules) ; il peut, en outre, adhérer suivant quatre lignes longitudinales ou arêtes, en tout ou en partie. La longueur du pédoncule n'est jamais inférieure à une fois au moins la hauteur de la loge. C'est une forme *longipes*.

Mais on rencontre aussi quelquefois dans la nature, bien plus souvent par contre dans les cultures et aquariums d'eau de mer (surtout sur les fragments d'*Ulva*) une forme *brevipes* de cette même variété. Elle se distingue à première vue par l'absence presque complète de ces résidus pigmentaires jaunes ou bruns, dont tout le cytoplasme est constamment bourré, dans la forme typique ; on acquiert ici l'impression d'une transparence cristalline et l'on distingue toujours sans peine après coloration, autour du macronucléus ovoïde, trois à cinq micronucléi (fig. LXXXII *a*, *b*, *c*, p. 338) ; les exemplaires à micronucléus unique sont plutôt une exception (2).

(1) On pourrait ajouter à cette liste déjà longue des synonymies plus anciennes, mais en même temps plus, incertaines, fournies par EHRENBERG lui-même (1838, p. 241) :
« Closterings polypes » n° XI XII, BAKER (1754, Pl. XIII, fig. 11-12) ; *Brachionus tuberosus*, PALLAS (1766 p. 105) ; *Vorticella tuberosa*, O. F MÜLLER (1786, Pl. XLIV, fig. 8-9) ; *Volverolla astoma* BORY (1824).
N'était l'usage courant et généralement adopté, de ne point remonter pour les Protistes au delà d'EHRENBERG, l'animalcule devrait s'appeler : *Acineta tuberosa* (Pallas).

(2) C'est la forme même étudiée par PROWAZEK (1902) à l'aquarium de Vienne et non déterminée par lui : e l'ai trouvée aussi, en même temps qu'une riche population d'*Euplotes harpa* et de *Trichosphærium sieboldi*, dans un bocal d'eau de mer de l'Institut de Zoologie de Munich (l'envoi provenait de Naples), ainsi que dans diverses cultures de Rhizopodes, à Cette. La genèse aux dépens du type mériterait d'être établie par voie expérimentale.

Quant aux deux « variétés » : *cucullus* et *poculum* (*in* SAND, 1901, p. 262 et suiv.) la question de leurs affinités réelles avec le type *tuberosa*

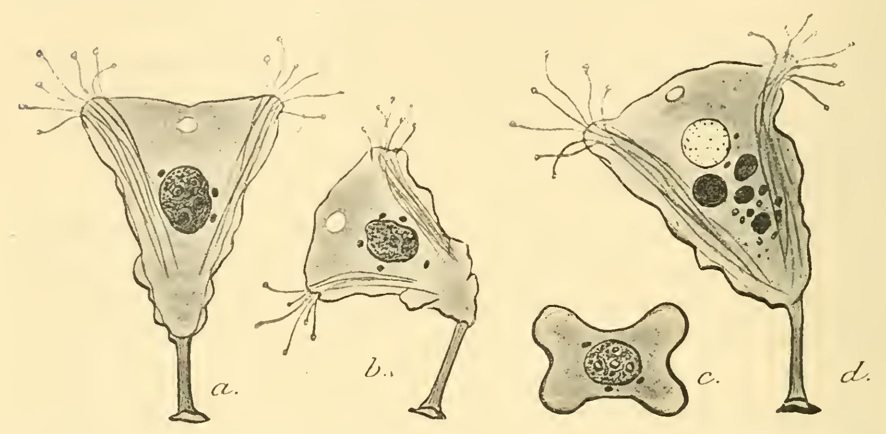


FIG. LXXXII. *Acineta tuberosa* EHRG., forme *Fraiponti brevipes* × 750 ; *a* et *b*, exemplaires possédant 3 à 5 micronucléi, dispersés tout autour du noyau principal ; *c*, coupe transversale d'un exemplaire à 3 micronucléi, protubérances particulières, aux 4 angles du corps ; *d*, exconjugué. En *a*, *b*, et *d*, on aperçoit nettement les prolongements internes des deux faisceaux tentaculaires (préparations totales au carmin boracique).

me paraît beaucoup moins nette : j'ai rencontré parfois, çà et là sur des algues, un Acinète répondant assez bien aux deux dessins d'HERTWIG

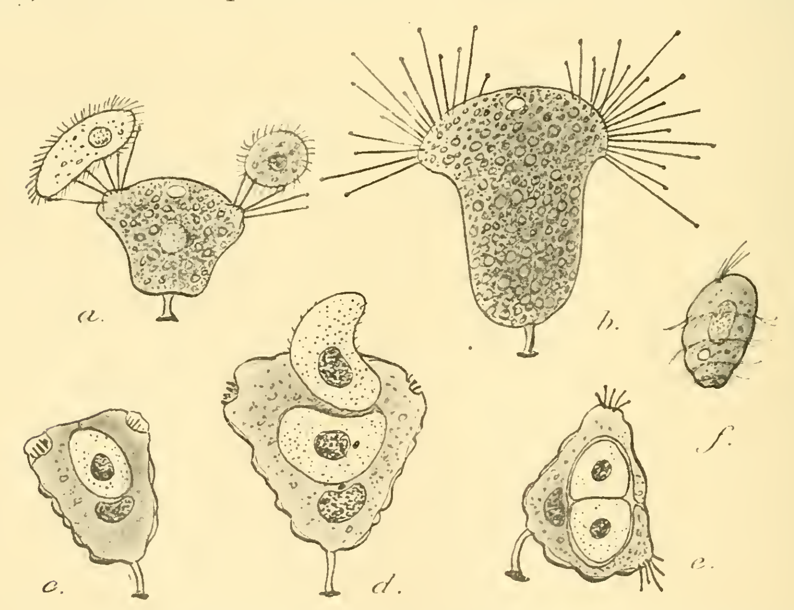


FIG. LXXXIII. *Acineta tuberosa* EHRG. × 600. (var. *fœtida* MAUPAS) ; *a* et *b*, petit et grand exemplaire *in vivo* (*a*, suçant deux infusoires du g. *Cryptochilum*) ; *c*, *d*, *e*, individus pourvus d'un ou de deux embryons (coloration au krésylblau-fuschine-orange ; le plasma des adultes est rose, celui des embryons orange) ; *f*, embryon *in vivo* (× 725), avec zone adorale et 4 rangs de cils.

(1876, pl. II, fig. 12 et 13) pour « *Acineta cucullus* ». Mais la figure donnée par les auteurs mêmes de ce nom (CLAPARÈDE et LACHMANN. *Etudes* (III) pl. IV, fig. 12) d'après un exemplaire unique trouvé par eux, détaché du support, dans une pêche pélagique, me paraît mieux se rapporter au facies ordinaire d'*A. papillifera* Keppen, si l'on admet seulement que l'appareil de fléchissement (au point de jonction de la loge et du pédoncule) n'a été aperçu que d'une manière très incomplète. Il n'est pas indiqué du tout sur la figure 15 (pl. II) d'HERTWIG 1876, pour « *Acineta poculum* », bien que je sois tenté de proposer pour elle aussi même interprétation. Une révision future de ces formes s'impose.

Enfin, la « variété » *fœtida* (*Acineta fœtida* MAUPAS) est, comme son nom l'indique, une forme d'eau putride ; de même que le savant protistologue d'Alger, je l'ai toujours rencontrée vivant à la surface de macérations d'algues dans de petits cristallisoirs, tant à Cette qu'à Roscoff (fig. LXXXIII, p. 338). Chaque fois, elle apparut avec une telle rapidité que je ne pus observer aucun fait positif établissant son origine, bien qu'il paraisse au moins probable qu'elle dérivait effectivement d'*Acineta tuberosa* typiques, fort communs sur ces mêmes algues examinées à l'état frais (1).

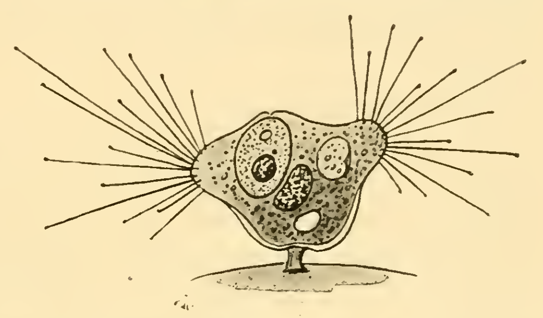


FIG. LXXXIV. *Acineta corophii* n. sp., × 600, *viv.* ; exemplaire de moyenne taille, pourvu d'un embryon ; 1 vacuole contractile inférieure ; à droite, enclave alimentaire relativement volumineuse.

La forme *fœtida* paraît aussi très répandue (mais avec un facies quelque peu différent) dans les eaux continentales riches en NaCl : étangs saumâtres de la Hongrie (ENTZ *senior*, 1876, 1878), de l'Amérique du Nord (STOCKES, 1894), de la Russie méridionale (BUTSCHINSKY, 1897) ; mares salées de la Lorraine (FLORENTIN, 1899) etc. Je l'ai rencontrée moi-même (fig. VIII *a*, p. 60) dans une eau presque douce, au milieu

(1) J'ai rencontré à Roscoff également, dans un ruisseau saumâtre et vaseux que traverse la digue de Saint-Pol-de-Léon, un petit Acinète très semblable pour l'extérieur à l'*Acineta fœtida*. Mais comme il vit exclusivement sur les lamelles branchiales des *Corophium longicorne* (Fabricius) qui abondent en cette station, il se pourrait qu'il s'agisse-là d'une espèce bien distincte ; son embryon d'ailleurs m'a paru différent. Je propose de le nommer, au moins provisoirement, *Acineta corophii* n. sp. (fig. LXXXIV, p. 339).

d'une faune dulcaquicole typique, au marais de Frontignan près Cette (1).

Sur la structure fine d'*Acineta tuberosa* typique (forme *Fraiponti-longipes*) : tentacules, noyau, embryons, parasites, etc., voir p. 38, 74, 142, 309 ; et fig. 31 à 34 (pl. II), XIII (p. 91), XXXIV$_1$ (p. 141) et LXXX (p. 308).

2) **Acineta papillifera** Keppen

A. papillifera KEPPEN (**1888**), BÜTSCHLI (**1889**), SAND (**1901**), MARTIN (**1909** *a*).
Acineta compressa, CLAPARÈDE et LACHMANN (**1858-60**), BÜTSCHLI (**1889**), SAND (**1901**), etc...

Contrairement à la précédente, cette espèce se reconnaît toujours avec facilité, grâce à un détail de structure qui n'appartient qu'à elle : l'appareil de fléchissement au sommet du pédoncule (cf. p. 116 et fig. XLIX, p. 175).

CLAPARÈDE et LACHMANN ont distinctement figuré chez leur « *Acineta compressa* » (*Etudes* II pl. XXI, fig. 12), le renflement sub-globulaire qui existe en cet endroit, mais non point les « papilles » qui ont valu son nom à l'espèce à coup sûr identique observée par KEPPEN. Je lui conserverai le nom donné par ce dernier auteur (malgré la loi de priorité), parce que, le premier, il a su la décrire avec assez de précision pour éviter toute équivoque. Je rappelle d'autre part, la synonymie possible, mais douteuse, avec les *Acineta poculum* Hertwig et *cucullus* Cl. et L. (*non* Hertwig) (2). Sur la structure de la loge, du corps protoplasmique, des tentacules et du noyau, ainsi que pour les stades du bourgeonnement et de la conjugaison, voir p. 124, 127, 38, 75, 173, 228, et fig. XXIV *b*, p. 119, XXVIII, p. 125, LXIII, p. 228 ; 22 à 30 et 35 à 39 (pl. II), 59, 71, 72, 76, et 78 (pl. IV).

La reproduction normale a toujours lieu par *embryon interne unique*, non point par « embryons multiples » ou par « diverticules générateurs », comme le dit SAND à tort, d'après KEPPEN (1888). Sur les *anomalies* et sur les *parasites*, voir fig. LXIX (p. 175) et chap. IX (p. 303 et 304).

(1) G. ENTZ *senior* (**1901** *a*, p. 110) rejette avec raison l'hypothèse d'après laquelle *Acineta fœtida* proviendrait d'une forme d'eau douce, telle que, par exemple, *Acineta* (*Periacineta*) *linguifera* Cl. et L. (Voir FLORENTIN **1899**) soit par une adaptation lente, soit « par retour à la forme originelle marine » : *Acineta tuberosa.*

Quant à la forme d'eau douce vue par STEIN (**1854**, Pl. III, fig. 46 à 50) et décrite par lui comme un « stade Acinète de *Zoothamnium affine* » (= *A. tuberosa* Ehrenberg), je crois, malgré l'opinion contraire de BÜTSCHLI (**1876** *b*, p. 140), de MAUPAS (**1881**, p. 321, en note) et de SAND (**1901**, p. 264) qu'il s'agit bien effectivement de la variété *fœtida* d'*Acineta tuberosa*. La fig. 46 de STEIN (*loc. cit.*) indique même une tendance manifeste vers la forme *Fraiponti*.

(2) Cf. plus haut, p. 339.

3) **Acineta grandis** Kent **(1880-82)**

4) **Acineta fluviatilis** Stokes **(1886-88)**

5) **Acineta lacustris** Stokes **(1886)**

6) **Acineta œqualis** Stokes **(1891)**

7) **Acineta cuspidata** Kellicott **(1885)**

forment tout une série d'espèces d'eau douce à deux faisceaux de tentacules, correspondant assez aux espèces marines précitées. Mais en l'absence de documents concernant leurs embryons, nous ne pouvons encore savoir s'ils sont à rattacher phylogénétiquement au groupe de *A. tuberosa*, ou bien aux *Tokophrya* pourvues d'une loge rudimentaire, telles que *T. lemnarum*.

Cette liste s'est encore accrue récemment de deux formes de l'Afrique sud-orientale allemande :

8) **Acineta symbiotica** Daday **(1910)**

9) **Acineta calyx** Daday **(1910)** (1)

Deux espèces à trois faisceaux (deux latéraux, un apical) méritent une place à part :

10) **Acineta Jolyi** Maupas **(1881)**

11) **Acineta tripharetrata** Entz senior **(1902)**

Malgré ce point de convergence dans la distribution des suçoirs, ces deux formes ne sont point parentes (ou au moins proches parentes); l'une se relie directement aux Acinètes marins du groupe *A. tuberosa*, *A. papillifera*, tandis que l'autre a certainement ses affinités les plus étroites du côté des *Tokophrya* brévistyles telles que *T. cyclopum*. Cette opinion est confirmée par ce qu'on sait de l'embryon (voir Entz, **1902**, fig. 3, pl. V).

Les trois formes d'eau saumâtre :

12) **Acineta crustaceorum** Sand **(1899 et 1901)**

13) **Acineta nieuportensis** Sand **(1899 et 1901)**

14) **Acineta ornata** Sand **(1899 et 1901)**

ainsi que l'espèce d'eau douce :

(1) Ce nom peut subsister, malgré la présence antérieure d'une espèce homonyme orthographiée différemment : *Acineta calix*, Schröder **(1907)**, car cette dernière sera dans ma nomenclature (Cf. plus loin, p. 348) : *Thecacineta calix* (Schröder).

15) **Acineta flava** Kellicott **(1885)**

nous sont encore trop peu connues pour pouvoir leur assigner une place bien définie dans la série nombreuse des formes à deux faisceaux.

Je range aussi parmi ces dernières :

16) **Acineta dibdalteria** Parona **(1881)**

espèce spécialisée, où chacun des faisceaux ne comprend plus qu'un tentacule unique animé de mouvements constants dans toutes les directions. Comme le dit l'auteur italien, « les organes s'étant réduits en nombre, les fonctions se sont concentrées », et chacun des deux suçoirs remplit un rôle multiple.

17) **Acineta pyriformis** Stokes **(1891)**

forme d'eau douce, avec une loge acuminée et un seul faisceau de suçoirs implanté sur le pôle apical, pourrait bien n'être qu'une variété réduite de l'*Acineta æqualis* du même auteur, si l'on en juge par la ressemblance extrême des deux figures reproduites à ce sujet par Sand (**1901**, pl. XIX, fig. 5 et 6).

18) **Acineta contorta** Gourret et Rœser **(1886)**

d'après l'unique figure donnée par ces auteurs, rappelle étonnamment l'aspect de certaines variétés d'*Acineta tuberosa* (forme *Fraiponti-brevipes*) communes en eau putride, et je suis fort tenté de l'identifier avec elles purement et simplement. Sans doute, on n'y décrit qu'un faisceau de suçoirs ; mais, s'il s'agit d'une vue de profil, l'autre faisceau a peut-être échappé aux deux observateurs qui trouvèrent cette espèce aux embouchures d'égout, dans l'eau mal odorante du vieux port de Marseille, soit que ce faisceau fût momentanément rétracté, soit qu'il ait disparu chez une race locale atrophique (voir *Tokophrya cyclopum*) (1).

19) **Acineta Parroceli** Gourret et Rœser **(1886)**

Tokophrya Parroceli (G. et R.) Bütschli **(1889)** et Sand **(1901)**

n'est peut-être lui aussi qu'une loge vide ou altérée de cette même variété d'*Acineta tuberosa ;* la « sécrétion gélatineuse » serait le simple produit de Bactéries en zooglée recouvrant l'Acinétien et les prétendus « tentacules » qui proéminent de toutes parts seraient d'autres schizophytes

(1) La même interprétation s'appliquerait sans doute avec facilité à la première des deux figures rapportées par Mœbius (**1888**, Pl. IX, fig. 16 et 17) à l'*A. contorta* G. et R., mais la seconde me paraîtrait beaucoup plutôt une « édition avant la lettre » de l'*Acineta ornata* Sand, aperçu seulement de profil.

(*Leptothrix*, etc.) si abondants en général dans les bassins des ports. C'est du moins la seule interprétation qui me paraisse probable au sujet de cet Acinétien, par trop énigmatique si l'on s'en tient aux paroles mêmes des auteurs qui l'on décrit.

Passons maintenant à l'examen d'espèces qui, bien que possédant encore deux faisceaux tentaculaires distincts, montrent cependant

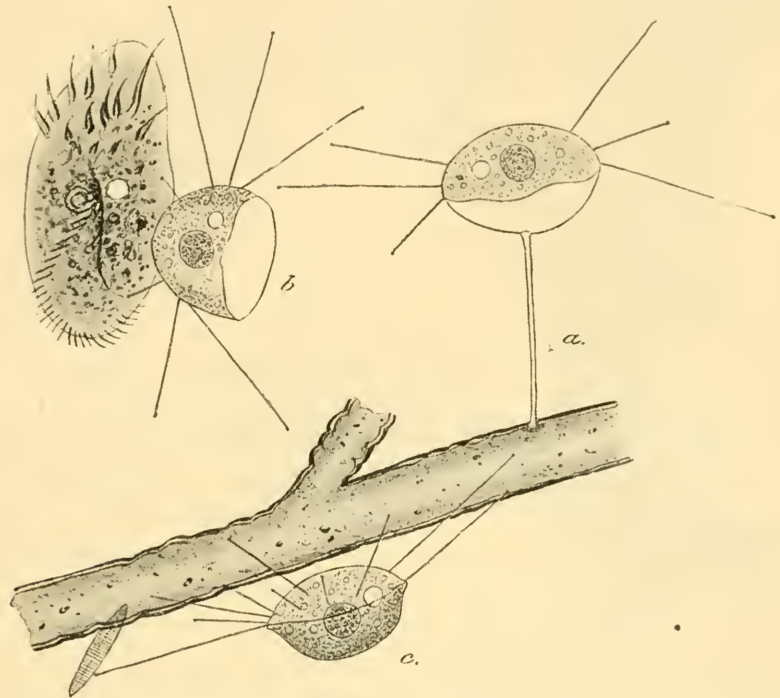


FIG. LXXXV. *Acineta complanata* GRUBER, *viv.* (× 400) ; *a*, exemplaire pédonculé normal ; *b*, et *c*, exemplaire détachés de leur pédoncule (ou race dégénérative astyle ?), l'un capturant un Hypotriche (*Euplotes sp.*), l'autre se hâlant sur un rameau d'Hydraire à l'aide de ses suçoirs.

(dans la disposition plus lâche des suçoirs qui composent ces faisceaux), un caractère de transition fort net vers les espèces du deuxième groupe, où l'individualité même des faisceaux disparaît. Ce sont :

20) **Acineta complanata** Gruber **(1884)**

Je crois devoir rapporter sans aucun doute à cette espèce quelques Acinétiens que j'observai une fois, sur des rameaux d'Hydraire (*Halecium Beanii*. Johnston) rapportés d'un draguage ; ceci bien que la face inférieure ou basale de leur loge fût bombée et non plane, comme sur la figure de GRUBER. C'est là, probablement, une différence de race locale, tout à fait

insignifiante. Plus curieuse est la faculté que possède cet Acinète d'abandonner son pédoncule pour mener la vie flottante, ou se hâler sur son support à l'aide de ses ventouses, comme les *Sphærophrya* (fig. LXXXV *a*, *b*, *c*) à moins qu'il ne s'agisse d'une variété particulière « *astyle* » formée sous l'influence de conditions défavorables, ainsi que j'ai pu l'obtenir expérimentalement pour d'autres Acinètes (voir COLLIN, **1911**). Cette dernière hypothèse me paraît même la plus probable, car je n'ai pas suivi le fait du détachement et l'Hydraire hôte était déjà en pleine putréfaction et rempli d'Infusoires, quand eut lieu l'examen.

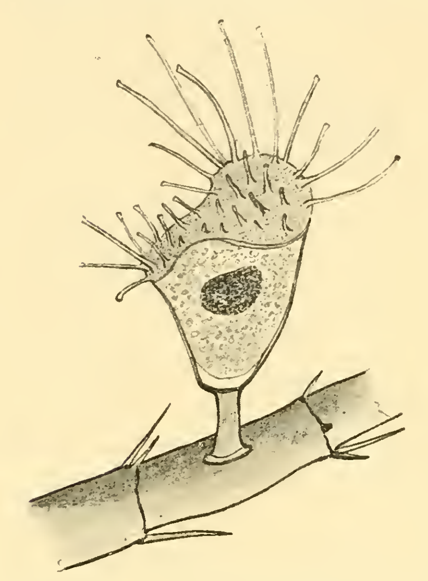


FIG. LXXXVI. *Acineta truncata* COLLIN, × 600, fixé sur une antenne de Copépode harpacticide (*Ameira* sp.).

21) **Acineta truncata** Collin **(1909 *c*)**

Cette espèce se rencontre, assez rarement du reste, fixée sur les antennes de Copépodes harpacticides (*Ameira sp.*) (1) en compagnie d'*Ophryodendron reversum* et d'*Acinetopsis campanuliformis*, à Cette et à Roscoff. Style court, cylindrique (15 à 16 $\mu \times 5$ μ) à faisceau strié massif, surmonté d'une coque en cône renversé, à bord supérieur sinueux et obliquement tronqué, laissant la face apicale libre. Celle-ci porte deux faisceaux lâches de suçoirs latéraux assez longs, flexueux et terminés en ventouse aplatie ; ils sont reliés entre eux par des suçoirs intermédiaires plus courts, parfois rudimentaires. Noyau central, ovoïde ou subsphérique. Vacuole non observée ; phénomènes reproducteurs totalement inconnus. Hauteur de la loge 50 μ : largeur 35 à 40 μ. Corps de mêmes dimensions. Longueur des tentacules de 4 à 45 μ. (fig. LXXXVI).

22) **Acineta craterellus** Collin **(1909 *c*)**

Acineta tuberosa (Ehrg.) SAND (**1901**), *pro parte ?*

Je crois pouvoir rapporter à cette espèce non décrite quelques figures de SAND (**1901**, pl. IV, fig. 5 ; pl. V, fig. 6 ; pl. XI, fig. 8 ; pl. XVII, fig. 2)

(1) Je dois cette détermination d'hôte, pour les trois Acinètes, à l'extrême obligeance de mon ami E. CHATTON, que je suis heureux d'en remercier.

données comme relatives à *A. tuberosa* et n'ayant certainement rien à voir avec cette dernière forme.

La principale caractéristique de l'espèce est la présence d'un long style tubulaire à faisceau strié réduit (simple couche corticale fibreuse au-dessous de la pellicule) et *qui passe insensiblement*, par dilatation progres-

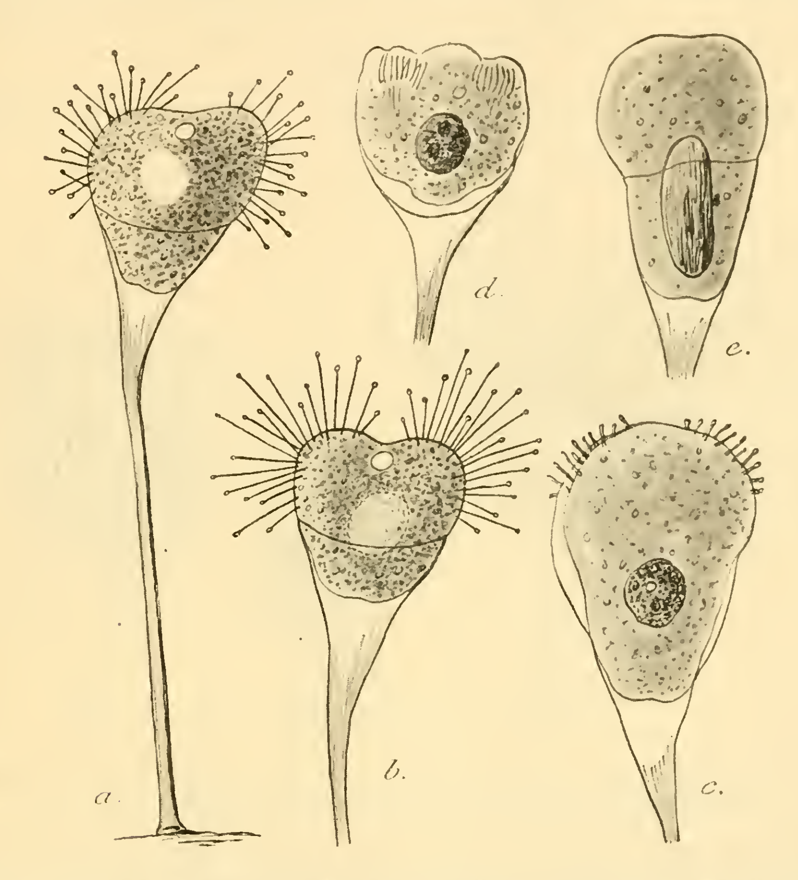


FIG. LXXXVII. *Acineta craterellus* COLLIN, × 450 ; *a* et *b*, même exemplaire aussitôt après la capture, puis après quelques instants de repos (corps devenu plus symétrique et tentacules mieux étalés) ; *c*, *d*, *e*, exemplaires colorés (prép. totales au carmin boracique) ; en *d*, plancher de la loge.

sive du sommet, *à une loge cupuliforme*, abritant seulement la base du corps protoplasmique, ou parfois le corps entier (fig. LXXXVII *a* à *e*). Celui-ci est ovoïde, d'ordinaire bilobé à la face apicale, chacune des deux éminences portant un faisceau lâche de suçoirs capités rectilignes, mais capables, par flexion de leur partie basale, de se mouvoir en tous sens. Noyau sphérique ou ovoïde, avec gros nucléoles ; une vacuole contractile

apicale. Reproduction non observée. Hauteur du style et de la loge ensemble : environ 220 μ. Corps 55 × 60 μ. Tentacules 25 à 50 μ. Mer. Fréquent sur les Bryozoaires (*Bugula neritina* L. etc.) en compagnie des *Acineta tuberosa* et *papillifera*, dans les canaux du port de Cette. Cytoplasme jaunâtre, comme chez ces 2 dernières formes.

23) **Acineta constricta** Collin **(1909 *c*)**

(Voir fig. LXXXVIII *a*, *b*, *c*).

Style cylindrique assez long, rectiligne ou sinueux, à faisceau strié

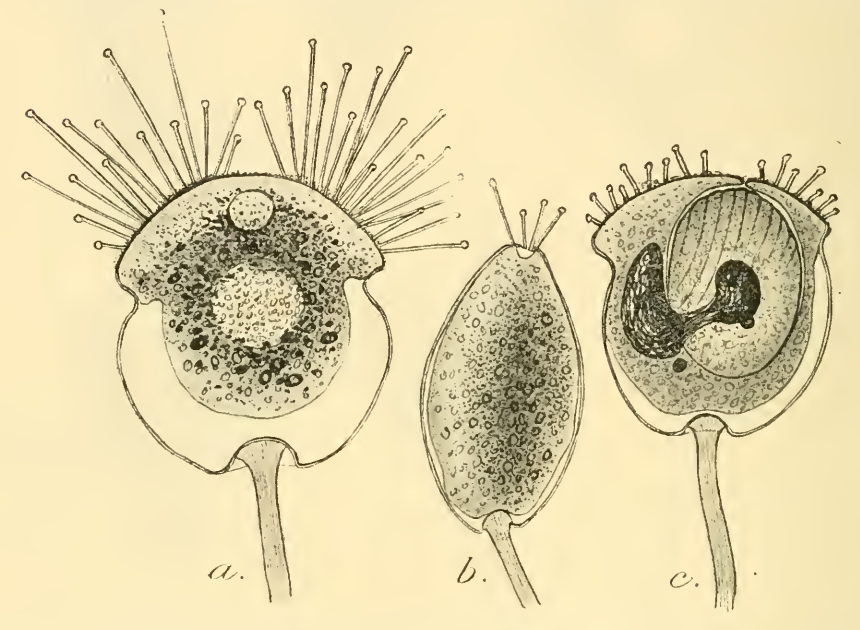


FIG. LXXXVIII. *Acineta constricta* COLLIN (× 650) ; *a* et *b*, exemplaires vivants (face et profil) : *c*, exemplaire en bourgeonnement, fixé et coloré (préparation totale au carmin boracique).

massif. Sa partie supérieure élargie (ou « *rosette* ») s'insère au fond d'une invagination en calotte hémisphérique du pôle basilaire de la loge. Celle-ci est arrondie, à section transversale elliptique en sa partie moyenne, de plus en plus comprimée vers le haut, où elle s'évase brusquement (suivant le plan frontal) avec fente allongée à bord courbe. Cette fente qui forme la face apicale très réduite, donne issue aux suçoirs, lesquels sont implantés en deux faisceaux fort lâches et se rejoignant presque. Macronucléus sphérique auquel est accolé un micronucléus ; une vacuole contractile apicale, à pulsation très lente.

Reproduction par un embryon interne ovoïde, à rangs de cils nom-

breux, orientés obliquement. L'émission a toujours lieu par le sommet du corps, entre les tentacules.

Hauteur du pédoncule : environ 80 μ ; hauteur de la loge 50 à 60 μ ; largeur 45 μ ; diamètre sagittal à la partie moyenne : 30 μ.

Mer. Sur les poils des pattes de *Eupagurus cuanensis* Thompson, au large de Cette.

2e GROUPE :

Acineta emaciata Maupas **(1881)**

2) **Acineta pusilla** Maupas **(1881)**

Ces deux formes, extrêmement voisines l'une de l'autre (à tel point que l'on peut même se demander si la deuxième ne constituerait point une sorte de « type réduit », ou une *race naine* de la première) se différencient surtout des espèces précédentes en ce que la distinction des tentacules en deux faisceaux y devient impossible. Je ne saurais dire toutefois si c'est là un stade primitif dans la phylogénie (une évolution moins avancée), ou au contraire une régression. En tout cas l'étroite parenté avec *A. constricta* me paraît évidente, étant donnée la forme même de la face supérieure de la loge.

Enfin, en appendice au genre *Acineta*, comme espèce de place incertaine, je citerai pour terminer :

Acineta Swarczewskyi Collin **(1911)**

Acineta gelatinosa (Buck) SWARCZEWSKY **(1908)** non BUCK **(1884)**.

Cette espèce que l'on pourra toujours identifier très aisément, grâce à ses remarquables embryons *amœboïdes*, totalement dépourvus de cils, nous est fort mal connue par sa morphologie d'adulte : SWARCZEWSKY, le seul auteur qui l'observa (et en l'honneur duquel je lui donnai son nouveau nom), la rapporte sans la décrire, et bien à tort à mon avis, à l' « *Acineta gelatinosa* » BUCK, ce dernier étant identique, ainsi que je crois l'avoir amplement démontré (COLLIN **1911**), à *Tokophrya infusionum* (STEIN).

Des figures publiées dans le mémoire cité, nous pouvons seulement conclure à la forme du corps, lequel est ovoïde ou pyriforme, reposant sur un style cylindrique assez long, et enveloppé jusqu'à environ mi-hauteur par une loge peu apparente, mais à limite supérieure nette.

Noyau sphérique ou ovoïde, quelquefois étiré en fuseau (*par dégénérescence :* Collin **1911**, p. 430). De la forme, du nombre et de la disposition des suçoirs, il n'est fait nulle mention. Trouvé sur le pédoncule contratile de *Carchesium polypinum*, dans l'un des aquariums de l'Institut de Zoologie de Munich. Serait-ce une forme alliée avec *Tokophrya carchesii* et pourvue d'un embryon plus adapté encore à l'existence rampante qu'il ne l'est chez cette espèce ? Des recherches ultérieures pourront seules nous l'apprendre (1).

Genre III. **THECACINETA** Collin **(1909** *c***)**

Acineta Bütschli **(1889)**, Sand **(1901)**, etc., *pro parte*

Selon toute vraisemblance, ce genre ne représente point un groupement naturel, c'est-à-dire un ensemble d'espèces que l'on puisse supposer dérivées d'une souche ancestrale commune, mais une juxtaposition provisoire de formes caractérisées par ce fait qu'elles possèdent comme enveloppe protectrice une « *coque* » et non une « *loge* » (Voir les deux définitions adoptées pour ces termes : chap. III, p. 117). C'est là évidemment un caractère d'une importance morphologique réelle ; il resterait à le compléter par l'examen d'autres symptômes d'affinités, tirés de la structure du corps protoplasmique lui-même et surtout des embryons. Peut-être des dédoublements devraient-ils en résulter ? Mais le travail est pour l'instant encore tout à fait impossible, par l'absence de documents ; un détail suffira, je pense : la reproduction est inconnue chez *toutes* les espèces du genre.

1) **Thecacineta calix** (Schröder)

Acineta calix, Schröder **(1907)**.
Thecacineta calix (Schröder), Collin(**1909** *c*)

mérite d'être pris pour *type*, non point comme étant la première espèce décrite, mais parce que le critérium essentiel du nouveau genre y fut pour la première fois affirmé d'une manière indubitable. Schröder trouva sept exemplaires de ce curieux Acinétien sur un Nématode libre recueilli

(1) Pendant l'impression de ce travail, M. le Dr Swarczewsky a bien voulu m'adresser par lettre, en même temps qu'un croquis de l'Acinète observé par lui, les renseignements suivants : la hauteur de l'Infusoire, y compris le pédicule, atteint 170 à 180 μ ; le style occupe en général un peu plus de la moitié de cette longueur totale, bien qu'on trouve également quelques individus avec des styles moins longs (par ex. longueur totale 180 μ ; style 75 μ). Les suçoirs sont répartis en deux groupes latéraux et leur nombre ne semble pas dépasser 4 à 5 pour chaque groupe. Les jeunes individus fixés sur le pédoncule des parents ont les mêmes dimensions relatives et la même disposition des suçoirs que les exemplaires adultes.

par l'expédition antarctique allemande (1901-1903) ; c'est la seule espèce connue sur un hôte de ce groupe. L'auteur tente un rapprochement, d'ailleurs fort bref, avec « *Acineta* » (*Paracineta*) *crenata ;* mais, à part les annelures de la loge qui sont communes aux deux espèces, la structure du corps lui-même me paraît fort différente.

2) **Thecacineta inclusa** (Meunier)

Acineta inclusa Meunier (1910)

Cette espèce ne se distingue guère de *T. calix* que par la forme un peu plus allongée de la coque et par le nombre plus grand des bourrelets transversaux en relief qui garnissent la surface extérieure de celle-ci. Il existe de plus un renflement notable au point d'union de la coque et du style, tout à fait semblable à celui de *T. cothurnioïdes*. Peut-être s'agirait-il d'une simple variété ? Un seul exemplaire observé, détaché du support, dans une prise planktonique faite au sud de la mer de Barents.

J'ai moi-même trouvé à Cette, dernièrement, sur un Copépode harpacticide non encore déterminé provenant des algues du brise-lames, une espèce bien identifiable à *Thecacineta calix* (Schröder), mais portant déjà la trace d'un léger renflement au sommet du pédoncule ; je compte publier sous peu quelques observations sur ce Tentaculifère. (Voir déjà, pour un détail intéressant la structure de la coque et sa formation probable par reploiement, chap. III p. 120.)

3) **Thecacineta cothurnioides** (Collin 1909)

est au contraire une forme à coque entièrement lisse. J'en ai trouvé deux exemplaires seulement, fixés sur le tergum des deuxième et septième somites abdominaux d'un Copépode harpacticide fouisseur : *Cletodes longicaudatus* (Bœck) ; le même hôte (♂) portait, fixé sur l'une de ses antennes, un individu unciforme de *Rhabdophrya trimorpha*. Le style est assez grêle et un peu incurvé (sans doute par suite des mouvements constants du Copépode) et, après un léger renflement sans appareil articulaire, son sommet s'insère à la base de la coque. Celle-ci est tout d'abord conique (environ jusqu'à moitié), puis continue par une partie cylindrique ou à peine évasée, parfois même un peu rétrécie ; le bord libre en est circulaire. Le corps protoplasmique adhère à l'enveloppe par sa partie basale, et, plus haut, se sépare en un dôme assez fortement rétractile, portant les tentacules ; à l'état d'extension complète, ceux-ci sont seuls à faire saillie en dehors de la loge. Leur nombre était de cinq à six sur

mes deux exemplaires (fig. LXXXIII *a* et *b*), mais un croquis de E. CHATTON que je reproduis ici (je lui dois également la détermination d'hôte) montre sur un individu plus âgé, dessiné en rétraction, au moins quinze tentacules pour les deux faces de l'animal (fig. LXXXIX *c*). Le noyau

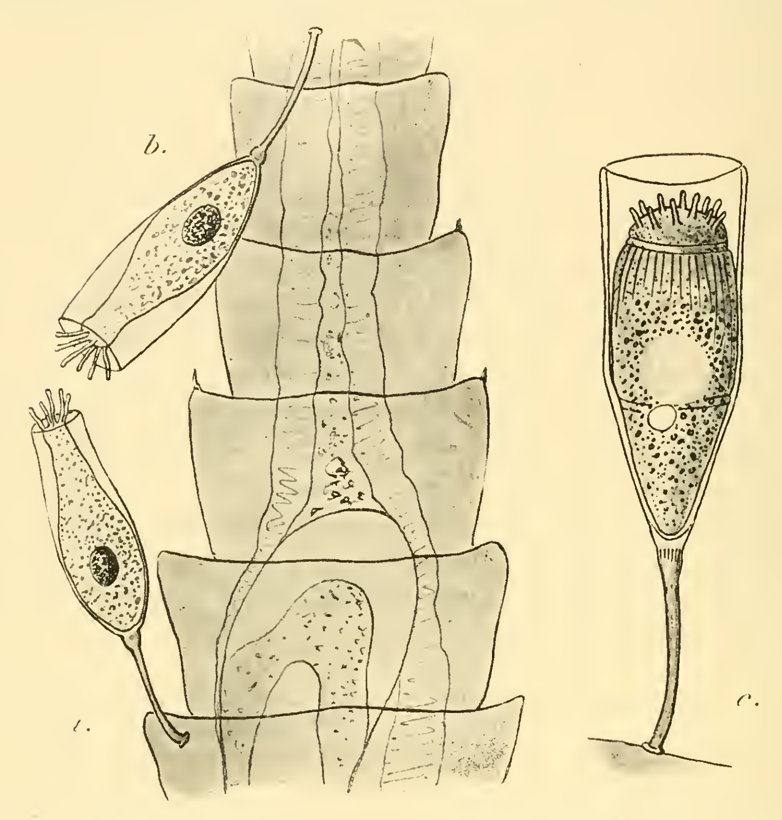


FIG. LXXXIX. *Thecacineta cothurnioïdes* COLLIN : *a* et *b*, deux exemplaires fixés sur la face dorsale des segments de *Cletodes longicaudatus* (BŒCK) ; préparation totale au vert de méthyle-glycérine (× 600) ; *c*, autre exemplaire à facies différent (croquis communiqué par E. Chatton) ; *in vivo* (× 1000).

est sphérique et, un peu au-dessous de lui, se trouve une très petite vacuole contractile.

Hauteur du style 28 μ ; hauteur de la loge 50 μ ; largeur à l'orifice 18 à 20 μ.

Mer : à Banyuls, fonds sableux, sur *Cletodes longicaudatus* (Bœck).

4) **Thecacineta cypridinæ** n. sp.

Style plus robuste que dans l'espèce précédente et aussi un peu incurvé (même mode de vie sur un hôte très mobile) ; la longueur varie de

deux tiers à un tiers de la hauteur de la coque. Celle-ci est en forme d'ovoïde tronqué supérieurement, avec bord libre denté ou ondulé d'une façon irrégulière; souvent des plis longitudianux formés par affaissement, comme chez *Metacineta mystacina*. Comme chez cette espèce aussi, le corps est suspendu librement dans la coque près de l'orifice supérieur ; il est ovoïde, avec face apicale tronquée, aplatie, ou même concave. Noyau sphérique, central ; vacuole contractile non observée ; mode de reproduction inconnu. Les tentacules sont peu nombreux (4 à 6) et partent tous du centre de la face apicale (fig. XC *a*, *b*, *c*).

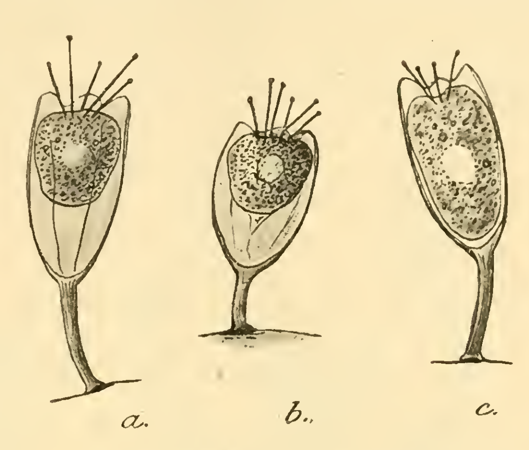


FIG. XC. *Thecacineta cypridinae* n. sp. ; *viv.* (× 400), *a* et *b*, exemplaires à coque plissée, non remplie par le corps ; *c*, exemplaire à coque lisse et remplie presque entièrement.

Hauteur totale (style et coque) de 75 à 100 μ, sur une largeur de 30 à 35 μ.

Mer ; sur la carapace bivalve de *Cypridina mediterranea* COSTA. (?) Rencontré une seule fois, dans une pêche planktonique en avant du port de Cette, en cinq ou six exemplaires fixés sur un même hôte, tous vers la face interne du bord libre des deux valves.

5) **Thecacineta solenophryaformis** (Sand)

Acineta solenophryaformis, SAND (**1899** et **1901**).
Thecacineta solenophryaformis (Sand), COLLIN (**1909**).

Cette intéressante espèce fut rencontrée par SAND, en août-septembre 1897, sur les algues du vivier du laboratoire de Roscoff. Je l'ai cherchée en vain dans cette même station, d'où des remaniements divers, effectués depuis, l'ont sans doute fait disparaître.

Je range aussi dans le même genre, quoique avec moins de certitude, d'autres espèces d'eau douce à deux faisceaux de tentacules latéraux (donc voisines des *Acineta*), mais qui paraissent posséder une *coque* et non une *loge*. Ce sont :

6) **Thecacineta speciosa** (Maskell)

Acineta elegans, MASKELL (**1886**) *non* Imhof.
Acineta speciosa MASKELL (**1887**), SAND (**1901**).

7) **Thecacineta lasanicola** (Maskell)

Acineta lasanicola, MASKELL (1887), SAND (1901).

8) **Thecacineta simplex** (Maskell)

Acineta simplex, MASKELL (1886), KIRK (1887), SAND (1901), *non* Zacharias

9) **Thecacineta tulipa** (Maskell)

Acineta tulipa, MASKELL (1887), SAND (1901).

10) **Thecacineta Cattanei** (Parona)

Acineta Cattanei, PARONA (1883 *b*), BÜTSCHLI (1889), SAND (1901).

Genre IV. **PERIACINETA** Collin (1909)

Acineta, STEIN, BÜTSCHLI, SAND, *pro parte*.
Hallezia, SAND, 1899 et 1901, *pro parte*.

J'ai créé ce nouveau genre pour les Acinétiens pourvus d'une loge qui est *fixée directement au substratum*, sans l'intermédiaire d'un pédoncule structuré (*style* proprement dit). La base de la loge s'atténue toutefois au-dessus du point de fixation, *simulant* un pédicule, au lieu d'être adhérente par toute la face basale, comme cela a lieu pour la coque des *Solenophrya*.

1) **Periacineta linguifera** (Cl. et L.)

« Acinete mit dem zungenförmigen Fortsatze » STEIN (1854).
« Stade Acinète d'*Opercularia berberina* », STEIN (*ibid.*).
Acineta linguifera CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-60). KENT (1880-82), BÜTSCHLI (1889), SAND (1901), etc.
Acineta ligulata STEIN (1859).
Periacineta linguifera (Cl. et L.), COLLIN (1909).

Cette espèce, pourvue d'une loge particulièrement épaisse, résistante et coriace, m'a paru n'être point rare sur les élytres et les pattes des Coléoptères aquatiques (surtout Dytiques et Hydrophiles) ; on l'y rencontre presque toujours en compagnie d'autres Acinétiens des genres *Discophrya* ou *Rhynchophrya*. Elle sert même fort souvent de support à ce dernier Infusoire, ainsi qu'à de nombreuses colonies de Vorticellides dont les styles ramifiés sont greffés sur sa loge (fig. XCI *a*, *b*). MARC LE ROUX (1907) l'a rencontrée au lac d'Annecy, fixée sur des Cyanophycées flottantes du genre *Tolypothrix*, en compagnie d'*Acineta grandis* Kent, et PARONA (1883 *b*) signale une « variété *interrupta* » (avec loge échancrée) dans l'eau mère des salines du grand étang de Cagliari (Sardaigne).

La loge est ordinairement creuse à sa partie basale, parfois aussi massive, mais toujours sans aucune trace de faisceau strié squelettique ; on y remarque souvent des replis circulaires provenant d'irrégularités de

croissance et déjà représentés par STEIN (1854, pl. II, fig. 14, 15 et 18) ou simplement de fines ondulations transverses équidistantes et parallèles (même auteur, *ibid.* fig. 16 et 17). La partie supérieure du corps, portant les tentacules, peut faire saillie hors de la loge pendant les périodes d'extension, tout en lui restant adhérente par sa périphérie. Sur les

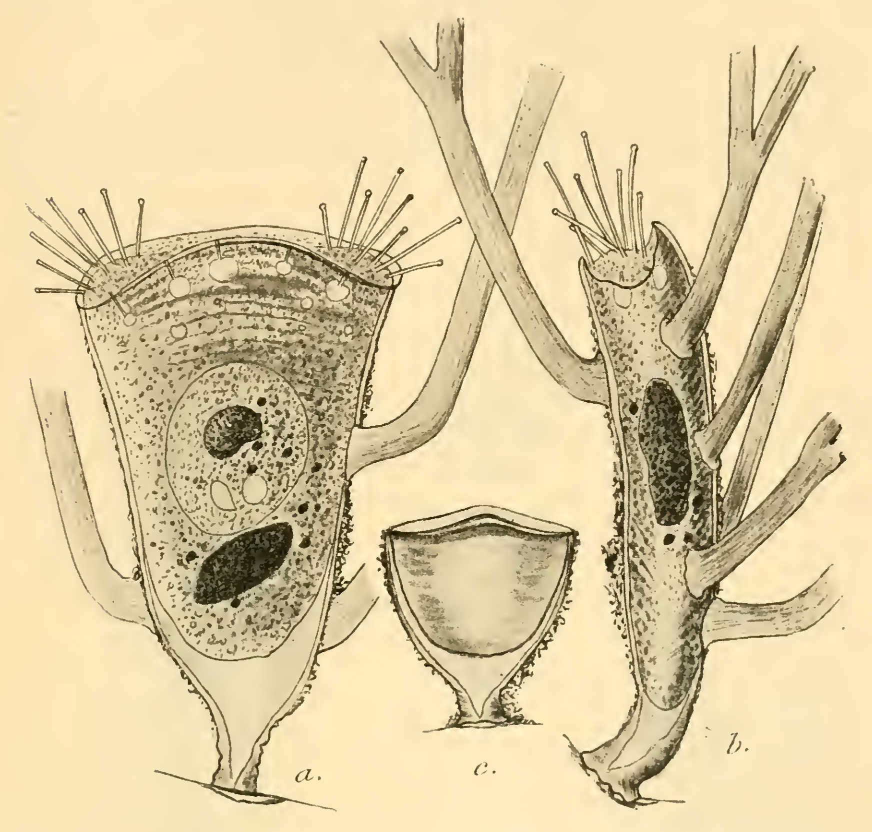


FIG. XCI. *Periacineta linguifera* (CL. et L.), × 500; *a* et *b*, deux exemplaires (face et profil), dont l'un pourvu d'un embryon ; sur la loge sont insérées des colonies de Vorticelliens (la base seule est figurée) ; *c*, loge d'un jeune exemplaire mort, montrant le « plancher de la loge ». Les 3 loges sont revêtues d'un enduit muqueux sécrété par des Bactéries (préparation totale au vert de méthyle acétique).

exemplaires morts (fig. XCI *c*) où la loge reste seule, on voit fort aisément le « plancher de la loge ». Les vacuoles contractiles s'ouvrent toutes à la face apicale et sont munis d'un long canal à paroi cuticulaire, comme chez les *Discophrya ;* l'appareil nucléaire comprend un macronucléus rubané chez les grands exemplaires, sphérique ou ovoïde chez ceux de plus faible taille. Sur sa structure particulière, voir chap. II (p. 74) ; il y a toujours aussi plusieurs micronucléi, même à partir de l'embryon

(fig. XCI, p. 353 et fig. XI, p. 73). Sur la position probable occupée par ce dernier, voir chap. IV (p. 144).

2) **Periacineta Buckei** (Kent)

Acinétien sp. ? BUCK (1875).
Acineta sp. ? BÜTSCHLI (1893, Pl. II, fig. 7).
Podophrya Buckei, SAVILLE KENT (1880-82).
Podophrya compressa, NUTTING (1888).
Hallezia Buckei (Kent), SAND (1899 et 1901).
Periacineta Buckei (Kent), COLLIN (1909).

J'ai rencontré plusieurs fois cette espèce (qui est bien celle étudiée par NUTTING et par SAND), fixée en compagnie de *Discophrya elongata*,

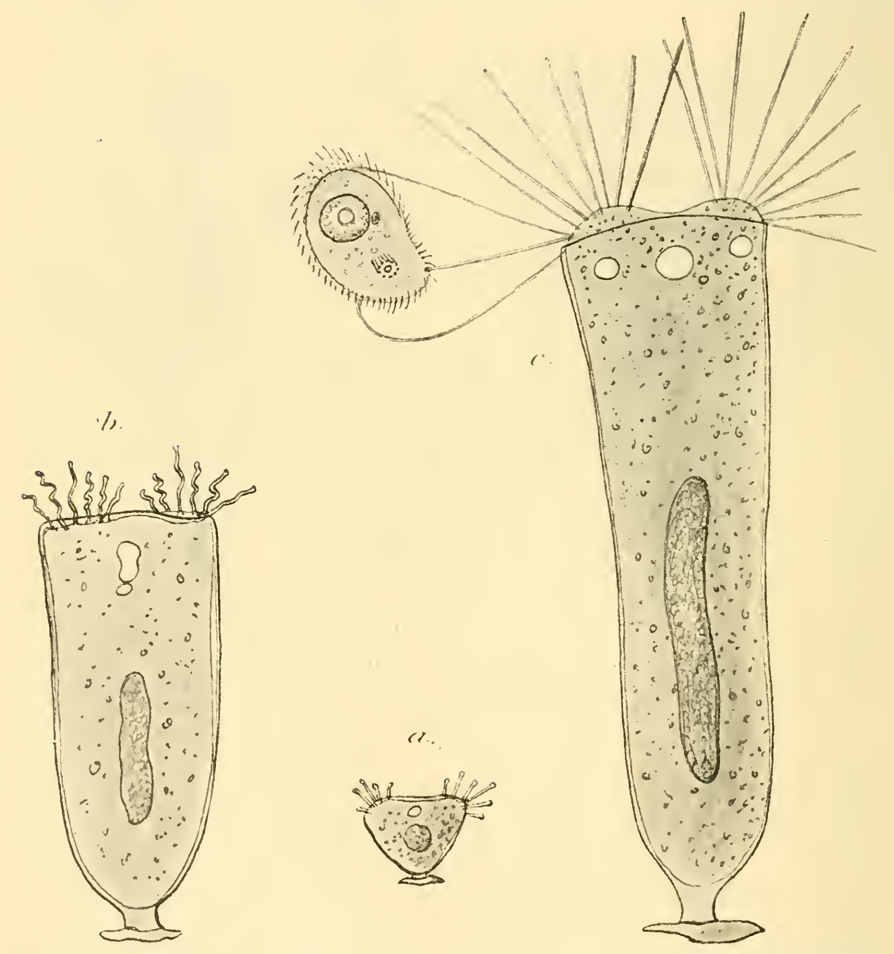


FIG. XCII. *Periacineta Buckei* (S. KENT), *viv.*, × 800 ; *a* et *b*, exemplaires jeunes à 1 seule vacuole contractile *c*, exemplaire adulte, avec deux vacuoles annexes latérales ; à gauche, un Infusoire (*Chilodon* sp.) capturé comme proie.

sur la coquille de *Lymnæa stagnalis*, dans les étangs du bois de Pontailler-sur-Saône (Côte-d'Or), parfois aussi sur *Ranatra linearis*.

Mes remarques se bornent à deux constatations :

1° Il existe chez les exemplaires âgés, et chez eux seulement (fig. XCII *c*) outre la vacuole pulsatile principale, deux vacuoles complémentaires latérales, une sous chacun des deux faisceaux tentaculaires ;

2° Le corps n'est point fixé directement par un « bourgeon protoplasmique » (caractère essentiel du genre *Hallezia*, d'après SAND **1901**, p. 239), mais revêtu au contraire en entier d'une *loge cuticulaire*, comme chez les *Acineta*. Cette loge est peu apparente chez les exemplaires très jeunes (fig. XCII *a*, et *b*), mais fort nette chez les adultes. Elle s'atténue inférieurement en un mince pédicule, auquel attient la plaque basale, sans style proprement dit, comme chez *P. linguifera*.

3) **Periacineta urceolata** (Stokes)

Acineta urceolata, STOKES (**1885** *b*), SAND (**1901**).
Periacineta urceolata (Stokes), COLLIN (**1909**).

rentre aussi dans le même genre, puisque, d'après la diagnose donnée par l'auteur de l'espèce, « le corps remplit la loge entière et *se prolonge même dans le pédoncule.* »

Genre V. **HALLEZIA** Sand (**1895, 1899, 1901**)

Comme il vient d'être dit, ce genre fut créé pour les formes fixées par un « bourgeon cytoplasmique adhésif » émané du pôle basal. J'ignore encore si ce mode de fixation existe bien effectivement ou s'il y a eu erreur, par confusion avec des espèces à style très court ou même sans style proprement dit, comme chez *Periacineta*. Je le maintiendrai provisoirement pour deux espèces que je n'ai point vues :

1) **Hallezia oviformis** Sand (**1899** et **1901**)

2) **Hallezia brachypoda** (Stokes) Sand (**1901**)

Podophrya brachypoda STOKES (**1885** *b*).
Tokophrya brachiopoda (Stokes), BÜTSCHLI (**1889**) (*sic*).

Genre VI. **SOLENOPHRYA** (Claparède et Lachmann)

Acineta (*pro parte*), Cl. et L. (*ibid.*).
Calix, Fraipont (1877-78).

1) **Solenophrya crassa** (Claparède et Lachmann)

2) **Solenophrya notonectae** (Claparède et Lachmann)

Acineta notonectae, Claparède et Lachmann (1858-61).
Calix notonectae, Fraipont (1877-78).
Solenophrya notonectae (Cl. et L.), Bütschli (1889), Sand, 1901.

3) **Solenophrya inclusa** Stokes **(1885 *b*)**

4) **Solenophrya pera** Stokes **(1885 *b*)**

5) **Solenophrya polypoïdes** Daday **(1910)**

Le genre *Solenophrya* paraît assez bien caractérisé par la présence d'une *coque* sessile, fixée par toute l'étendue de sa face inférieure ; il y aurait une loge (?) percée de fentes chez *S. inclusa*. La reproduction ne nous est connue en détail chez aucune des espèces : (*S. pera* se reproduirait par « scissiparité longitudinale » et *S. polypoïdes* par « bourgeon vermiforme » ; de sorte que nous ne pouvons savoir encore dans quelle mesure il s'agit bien d'un groupement naturel. Peut-être ce genre, une fois démembré, passera-t-il, en même temps qu'une partie des *Thecacineta*, parmi les Podophryidæ.

Genre VII. **ACINETOPSIS** Robin.

Ce genre fut institué pour une espèce unique, caractérisée par la présence d'une loge cupuliforme, portée sur un style cylindrique, assez long, avec *un seul* tentacule flexueux, très mobile, proéminent au centre de la face apicale. Je n'ai pas craint d'y joindre une autre espèce présentant *plusieurs* tentacules d'un aspect fort analogue, estimant que la quantité absolue d'organes aussi variables en nombre ne suffisait point à elle seule pour établir un genre nouveau.

1) **Acinetopsis rara** Robin **(1879)**

Acinetopsis rara · Bütschli (1889), Sand (1901), Martin (1909 *b*).

N'a pas été revu depuis son premier signalement.

2) **Acinetopsis campanuliformis** Collin **(1909 *c*)**

Style cylindrique, de moitié plus court que le corps et souvent incurvé, pourvu d'un faisceau strié massif et surmonté d'une loge campanulée à six pans séparés par des côtes saillantes qui se terminent en pointe aiguë à la face apicale. Corps débordant supérieurement, séparé de la loge



Fig. xciii. *Acinetopsis campanuliformis* Collin ; *a* et *b*, exemplaires vivants, l'un à tentacules étalés, l'autre à tentacules rétractés et loge détachée du corps sur les faces latérales ; *c*, même exemplaire que *b*, fixé et coloré (× 900).

seulement sur les côtés, et portant à son sommet six tentacules flexueux, très contractiles, avec crête spiralée fort nette pendant la rétraction ; deux d'entre eux sont plus courts et semblent abortifs, sur tous les exemplaires que j'ai vus. Je ne saurais dire si leur implantation correspond aux arêtes ou aux faces de la loge. Une vacuole contractile latéro-apicale ; macronucléus ovoïde entouré de plusieurs micronucléi ; cytoplasme incolore. Reproduction non observée, comme pour la précédente espèce. Mer (Cette, Roscoff) ; sur Copépodes (*Ameira sp.*). Longueur du style 20 μ ; hauteur de la loge 45 à 50 μ, largeur 30 à 37 μ ; longueur des tentacules jusqu'à 100 μ (à l'état rétracté, 35 μ × 3 μ,4 de large) (fig. xciii *a* à *c*).

Genre VIII. **TACHYBLASTON** Martin (**1909** *b*)

Ne comprend jusqu'ici qu'une espèce, vivant sur les *Ephelota.* Le parasite énigmatique signalé par Filipjev (**1910**) chez *Tokophrya quadripartita* (voir plus haut, chap. IX, p. 307) n'appartient sans doute pas à ce genre.

1) **Tachyblaston ephelotensis** Martin (**1909** *b*)

Au stade que l'on peut considérer comme étant un « *stade adulte* » (celui provenant de l'embryon) l'animalcule possède un style et une loge que Martin dit être fort semblables aux parties similaires de l'*Acinetopsis rara*, d'après les figures de Robin ; il propose même l'identification provisoire de ce dernier Acinète avec *Tachyblaston* (**1909** *b*, p. 384-385).

C'est là une hypothèse évidemment intéressante, mais qui me paraît inacceptable : outre les dimensions qui sont vraiment trop différentes pour justifier un rapprochement (longueur du style 100 μ, hauteur de la loge 70 à 90 μ, pour *Acinetopsis ;* longueur du style 20 à 30 μ, hauteur de la loge 30 à 43 μ, pour *Tachyblaston*) on pourrait faire valoir ce fait que la première espèce fut trouvée sur des Sertulaires et d'une façon très clairsemée, tandis que la deuxième ne quitte guère le style même d'*Ephelota gemmipara* et, comme tous les parasites, pullule bien vite dans les localités qui en sont infestées.

D'autre part, Martin ne dit point si son *Tachyblaston*, au stade qui est pourvu d'une loge et d'un style, possède *un* ou *plusieurs* appareils de succion ; la présence de tentacules (ou de quelque autre organe assurant la capture des proies) est pourtant exigée d'une manière absolue, par le fait même de la croissance qui a lieu à ce stade (comparer fig. 7, 8, 9, pl. VIII, dans Martin **1909** *b*). C'est là une grave lacune dans la connaissance de l'espèce.

Quant à la signification du cycle évolutif complexe et aux prétendus « bourgeons tentaculés », j'ai dit plus haut mon opinion (chap. IV, p. 199). En tout cas, ces bourgeons n'ont sûrement rien de comparable avec les gemmes tentaculées d'*Ephelota gemmipara,* découvertes par Robin, lesquelles dérivent par atrophie des embryons du type normal (chap. IV, p. 165) et ne constituent nullement, comme celles de *Tachyblaston* dont Martin les rapproche, une seconde génération alternant avec la première.

La reproduction a lieu, au stade endoparasite (c'est-à-dire après que les bourgeons précédents ont envahi l'*Ephelota*), soit par une division binaire égale ou subégale, soit par gemmation externe ; ce caractère, à lui seul, suffirait pour exclure le genre *Tachyblaston* de la famille des ACINETIDÆ, où je l'ai rangé provisoirement, si l'on devait le considérer comme étant à coup sûr un caractère primaire et non une adaptation à la vie intracellulaire (voir cependant la reproduction par embryon demi-interne chez *Sphærophrya Stentoris !*) Les rangs de cils des embryons, s'ils étaient mieux connus, pourraient fournir ici des caractères utiles.

Genre IX. **DACTYLOPHRYA** Collin **(1909)**

Encore un genre trop peu suivi, à position douteuse ; ne comprend qu'une seule espèce impossible à confondre avec tout autre Acinétien.

1) **Dactylophrya roscovita** Collin **(1909)**

Un exemplaire unique rencontré à Roscoff (Finistère) comme l'indique le nom spécifique, sur un rameau d'Hydraire (*Diphasia attenuata*, HINCKS) recueilli aux « Roches Duon », par une marée très basse ; égaré dans la suite avant d'être coloré ; non retrouvé depuis.

Style cylindrique assez court (longueur environ 16 μ) surmonté d'une loge très mince et à peine détachée du corps protoplasmique. Celui-ci est piriforme, avec la grosse extrémité orientée vers le haut et portant de 12 à 15 digitations obtuses, en forme de bouteille ; au-dessus de chacun de ces appendices très caractéristiques (sans doute homologues aux « bras » de *Stylocometes*) est un court tentacule capité, à limite inférieure indistincte. La structure fine est inconnue, ainsi que la vacuole contractile et la place du noyau. J'ignore si l'individu observé (fig. XCIV, p. 359) était un jeune ou un adulte ; de la base du corps à l'extrémité supérieure des suçoirs, il avait environ 40 μ, avec une largeur maximale de 20 μ. Largeur des suçoirs au-dessous du bouton terminal : 1 μ. 5.

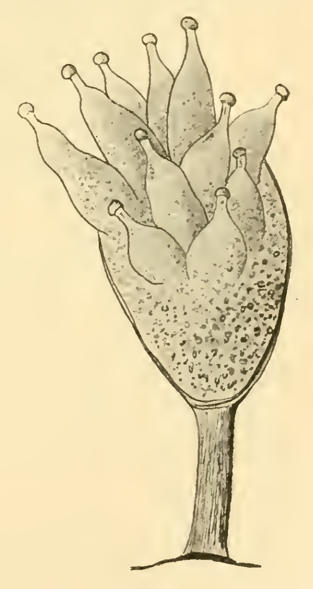


FIG. XCIV. *Dactylophrya roscovita* COLLIN ; *viv.* (× 1250) ; seul individu observé.

Genre X. **PSEUDOGEMMA** Collin **(1909)**

J'ai créé ce nom nouveau pour désigner les faux bourgeons-externes de divers Acinètes (« *diverticules générateurs* »), lesquels sont en réalité, comme le pensait déjà Bütschli (**1889**, p. 1895) de petits Suceurs parasites vivant sur le corps des premiers. Ils sont caractérisés par la présence d'un style très rudimentaire, entièrement implanté dans le cytoplasme de leur hôte, et par l'absence de tentacules, le style fonctionnant sans doute comme organe d'absorption (voir plus haut, chap. IX, p. 304). Leur tégument qui est fort mince, se soulève volontiers, même *in vivo* (du moins la couche la plus externe : pellicule), pour former comme une loge partielle et des plus inconstantes (fig. LXXIX, p. 307).

La multiplication a lieu par embryons internes à couronnes de cils peu nombreuses et espacées, avec symétrie monaxone ou à peine bilatérale, comme chez les *Tokophrya* ; il n'y a jamais plus d'un seul embryon à la fois.

Trois espèces nous sont connues que je distinguerai d'après leurs hôtes :

1) **Pseudogemma Fraiponti** Collin **(1909)**

« Diverticules générateurs d'*Acineta divisa* » (= *Paracineta patula*), Fraipont (**1878-79**)..

C'est l'espèce la plus anciennement signalée, peut-être aussi la plus commune. Je l'ai rencontrée souvent, soit sur *Paracineta patula*, où l'avait déjà vu Fraipont, soit sur *P. limbata ;* dans ce dernier cas, le pédicule du parasite traverse toute l'épaisseur de la gelée pour rejoindre le corps de l'hôte (fig. lxxix, p. 307).

La forme est ordinairement celle d'une poire qui serait adhérente au style par sa plus grosse extrémité (fig. 55, 56, pl. IV) ; le pôle apical pointu est souvent un peu courbé, quelquefois en crochet fort net, comme un bec d'oiseau de proie, ou même complètement renversé (fig. i *a* et *b*, p. 19), tout à fait à la façon d'un ovule campylotrope dont le style serait le hile. Jamais je n'ai vu le sommet arrondi et déprimé en plateau cupuliforme entouré d'un rebord, comme sur les figures de Fraipont, bien qu'étudiant sur le même hôte ; le terme de bourgeons « *en corne d'abondance* » appliqué par l'auteur belge à ces petits Acinétiens, ne saurait convenir à aucun des nombreux exemplaires que j'ai pu examiner. Je ne crois pas cependant qu'il s'agisse d'une espèce différente.

Il existe toujours une vacuole contractile unique, antérieure ou laté-

rale, un gros noyau sphérique ou ovoïde (parfois allongé en fuseau à pôles très effilés, chez les exemplaires dégénérescents : fig. 55 et 56, pl. IV) et un micronucléus latéral, relativement volumineux. Le cytoplasme est incolore et contraste par là même vivement avec le cytoplasme de l'hôte,

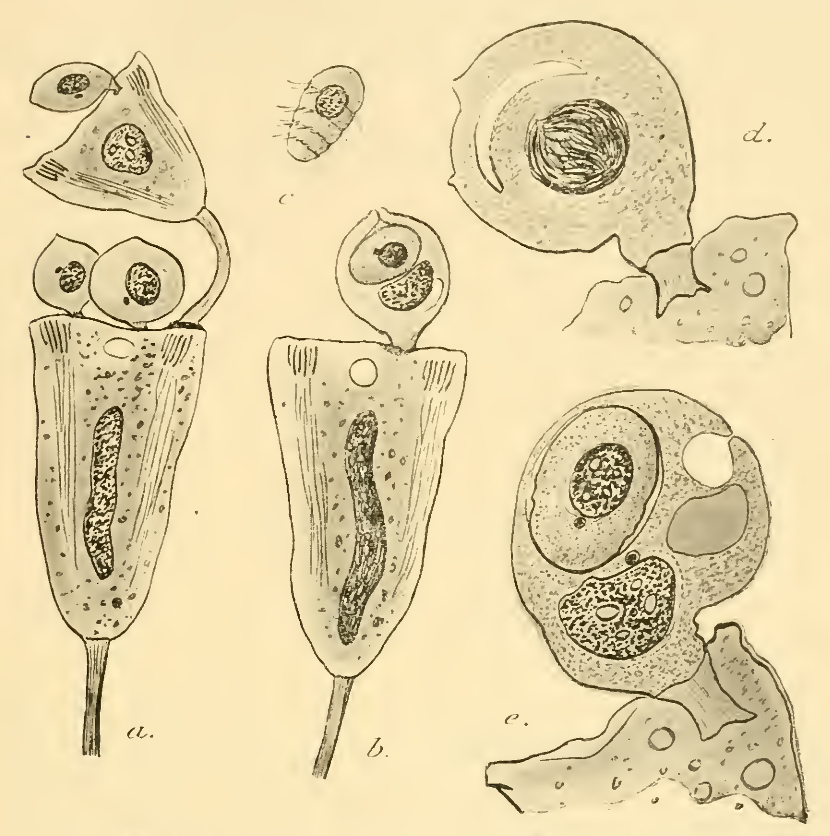


FIG. XCV. *Pseudogemma pachystyla* n. sp.; *a*, *b*, 3 exemplaires d'*Acineta tuberosa* EHRG. (dont l'un fixé sur la coque de *a*) portant les *Pseudogemma* ; *c*, embryon libre de *Pseudogemma* (préparations totales au vert de méthyle acétique, × 600 ; *d* et *e*, coupes verticales d'exemplaires montrant le style implanté dans le corps de l'hôte ; l'un est en bourgeonnement avec noyau fibreux, l'autre est pourvu d'un embryon et contient, sur la droite, au-dessous de la vacuole, une inclusion volumineuse dont la nature m'est inconnue (× 1400). C'est peut-être un amas d'excrétion, commme chez *P. Fraiponti* (p. 34).

toujours très pigmenté. C'est pourquoi, sans doute, FRAIPONT croyait les « diverticules générateurs » formés « *par l'ectoplasme seul* ».

La reproduction a lieu par embryon interne ovoïde avec quatre couronnes de cils perpendiculaires au grand axe et relativement très espacées (fig. LXXVIII *c*, p. 306). J'ai pu assister une seule fois à la fixation de cet embryon à la surface d'un nouvel hôte, après des contacts répétés s'opérant par le pôle basal (comme pendant toutes les

fixations d'autres larves d'Acinétiens) ; mais le jeune parasite fut ensuite dévoré par son hôte, par une bizarre interversion de leurs rôles respectifs, un tentacule l'ayant saisi, puis sucé en entier.

Le style mesure 2 à 3 μ × 1 μ. 5 de largeur environ ; corps : 25 à 35 μ de haut × 18 à 25 de large. Taille moyenne des embryons : 12 × 9 μ. Avec les Infusoires hôtes, sur Hydraires et Bryozoaires, dans les canaux du port de Cette.

2) **Pseudogemma pachystyla** *n. sp.*

« Diverticules générateurs » et « petits embryons » d'*Acineta tuberosa*, KEPPEN (1888, Pl. V, fig. 57).

Se distingue du précédent par sa forme plus trapue, par son style plus épais, apparemment massif (?) avec faisceau strié fort net. KEPPEN avait déjà fort bien rendu ce pédoncule (voir la figure citée), tandis que FRAIPONT ne l'avait point aperçu chez *Ps. Fraiponti*. L'embryon est très voisin de celui de l'espèce précédente, mais m'a paru plus effilé. L'un d'eux mesurait, par exemple, 15 × 9 μ (fig. xcv, *c*). D'autre part, la largeur du style atteint 3 à 4 μ. Parasite exclusivement sur *A. tuberosa*. Fréquent dans les canaux du port de Cette, où l'hôte se multiplie et persiste à peu près en toutes saisons (voir fig. xcv, p. 361).

3) **Pseudogemma Keppeni** *n. sp.*

« Diverticules générateurs » et « petits embryons » d'*Acineta papillifera*. KEPPEN (1888, fig. 6, Pl. I ; fig. 14 et 15, Pl. II).

Dans une courte note, en appendice à son travail (1888, p. 205-206), KEPPEN reconnaît comme probable la nature parasitaire de ces prétendus embryons externes d'*A. papillifera*. Quoique ne les connaissant point personnellement (car je ne les ai jamais rencontrés, malgré l'extrême fréquence de l'hôte), je crois devoir les mettre dans une espèce à part, intéressante surtout parce qu'elle fournit une transition tout à fait naturelle, du genre *Pseudogemma* au genre suivant : *Endosphœra*. Par leur forme plus arrondie, l'absence probable de pédicule (KEPPEN du moins n'en décrit point) et enfin leur position tantôt demi-externe, tantôt presque entièrement interne, ils se relient fort étroitement aux curieux endoparasites des Vorticellides et de certains Acinétiens qu'il nous reste à étudier.

La ressemblance extrême des embryons dans l'un et l'autre genres ajoute encore au degré de certitude des rapports établis par les lignes qui précèdent.

Genre XI. **ENDOSPHÆRA** Engelmann (1876)

Ces petits Succurs à corps régulièrement sphérique, ayant perdu toute trace d'une différenciation polaire et ne montrant, à aucun stade, ni style, ni tentacules, ont été situés par BÜTSCHLI (1889) et par SAND (1901) à côté des *Sphærophrya.* Ils n'ont avec ce dernier genre que des ressemblances d'aspect, purement adaptationnelles, dues à des *caractères de convergence,* et résultant du mode de vie endoparasitaire (voir aussi *Tachyblaston,* les Chytridnées des Amibes et des Euglènes, les stades intracellulaires de certaines Grégarines, toute la légion des Coccidies, etc.). Par tous les phénomènes de la reproduction (bourgeonnement interne simple ou multiple : cf. p. 177) et par la symétrie monaxone de leurs larves, à couronnes vibratiles transversales par rapport au plus grand axe, les *Endosphæra* appartiennent fort nettement aux *Acinetidæ* (1).

1) **Endosphæra Engelmanni** Entz (1896)

« Embryons de Vorticellides », CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-60), STEIN (1857-59-67), ENGELMANN (1862).
« Sphères embryonnaires » et « petits embryons » de *Tokophrya quadripartita,* CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-60), KEPPEN (1888).

On est convenu de rapporter à cette espèce unique toutes les *Endosphaera* signalées jusqu'ici, que leurs hôtes soient marins ou d'eau douce; mais peut-être un examen plus approfondi (surtout des embryons) permettra-t-il d'y reconnaître des différences morphologiques jusqu'alors inaperçues. Cette étude attentive reste à faire.

J'ai pour ma part rencontré des *Endosphaera :* d'un côté dans les *Trichodina pediculus* vivant sur les Hydres d'eau douce, et d'autre dans des colonies de Vorticelliens marins, très communs sur Hydraires et Bryozoaires, dans les canaux du port de Cette : *Zoothamnium arbuscula.* Ces deux hôtes sont déjà signalés par STEIN (1859 et 1867) et je n'ai par ailleurs aucune observation nouvelle à ajouter à celles de mes prédécesseurs.

La présence de ces mêmes parasites chez *Didinium nasutum* (cf. BALBIANI, 1873) demeure assez probable ; par contre il est certain qu'une

(1) MAUPAS (1881, p. 304) voulait exclure le genre *Endosphæra* du groupe entier des Acinètes, en tant que privé de tentacules, et en faire un genre de Ciliés : mais le seul phénomène de la reproduction par embryon interne est trop hautement caractéristique pour qu'une telle hypothèse ait quelque chance d'être acceptable. Il faut l'abandonner d'une manière absolue.

grande partie au moins des « embryons » de Tintinnides signalés par HAECKEL (cf. BÜTSCHLI 1887-89, p. 1824 et SAND, **1901**, p. 232) ne sont point des Acinètes, mais des stades de croissance de Péridiniens parasites (par ex. *Gymnodinium tintinnidicola*, LOHMANN, **1908**). Quant aux formes reconnues chez *Bursaria truncatella*, je crois, malgré l'opinion contraire de BUTSCHLI et de SAND (*ibidem*), qu'il en faut distinguer deux sortes dont aucune n'est rapportable au genre *Endosphæra*: d'une part, les parasites décrits et figurés par STEIN (**1867**, pl. XIII, fig. 3, 4 et 5) ne sont point des Acinètes, mais plutôt de petits Holotriches gymnostomes, peut-être assez voisins d'*Ichthyophthirius*; d'autre part, ceux vus par EBERHARD (**1868**) et ensuite par PROWAZEK (**1899**) sont des Suceurs très authentiques, mais du genre *Sphærophrya*, comme le prouvent à la fois la présence de tentacules (EBERHARD) et la reproduction par bourgeonnement externe, ou division binaire égale (PROWAZEK).

Famille II. **Discophryidæ**

(*Acinctina*, BÜTSCHLI (**1889**) et SAND (**1901**), *pro parte*).

Contrairement à la précédente, cette famille est composée d'une manière à peu près exclusive de formes d'aspect massif, à pédoncule relativement court et robuste (chez la plupart des espèces tout au moins); à tégument épais, souvent coriace, mais *ne montrant aucune tendance à s'isoler* pour former une enveloppe squelettique, coque ou loge, comme chez quelques *Tokophrya* et tous les autres membres des *Acinetidae*, sauf le genre *Endosphæra*. Les tentacules eux aussi sont relativement trapus, beaucoup plus larges que ceux des formes de l'autre groupe et terminés dans bien des cas par un évasement en cupule, ou bien encore sont de forme particulière et présentent une structure plus ou moins aberrante (p. ex. chez *Thaumatophrya*). La reproduction a lieu par embryons internes ; l'orifice de sortie est tantôt apical, comme dans la famille précédente, tantôt au contraire latéral. Les larves sont d'ordinaire beaucoup plus transformées, avec un plan de symétrie antéro-postérieure très nettement défini et couronnes vibratiles nombreuses ; dans quelques cas fort rares, elles demeurent monaxones.

Genre I. **DISCOPHRYA** Lachmann (**1859** *c*)

Tokophrya, BÜTSCHLI (**1889**) et SAND (**1901**), *pro parte*).

Je ne sais trop pourquoi l'on a abandonné, ou du moins fait passer en sous-genre l'excellent nom : *Discophrya* proposé par LACHMANN (**1859** *c*) pour désigner « les espèces qui, comme *D. cothurnata*, *D. ferrum-equinum*, etc., se distinguent par leur corps aplati dont la tranche porte de nombreux tentacules et vacuoles contractiles et chez lesquelles les embryons sont ciliés tout autour (« ringsum ») ou pourvus d'un champ de cils » (1).

Ainsi conçue, la diagnose s'appliquerait uniquement à un petit nombre d'espèces d'eau douce, à large pédoncule en général très court, et à corps véritablement « *disciforme* », très aplati dans le plan frontal, comme un battoir de lessiveuse ou une raquette de jeu de paume. Pour des raisons d'analogie profonde, j'étendrai ce même nom à d'autres formes cylindriques ou ovoïdes, à peine comprimées ou même entièrement monaxones, mais qui, par leur facies d'ensemble et surtout par leurs embryons (quand ceux-ci nous sont connus) se relient trop étroitement avec les espèces précédentes pour former un genre à part. J'obtiendrai par ce fait trois sections :

1° *Corps très aplati frontalement avec tentacules dispersés, répartis surtout sur la tranche ; vacuoles contractiles nombreuses*, pourvues d'un long canal (= *Discophrya* LACHMANN, *sensu stricto*).

2° *Corps presque cylindrique ou à peine aplati frontalement, très allongé suivant l'axe morphologique ; tentacules presque toujours distinctement fasciculés ; vacuoles contractiles peu nombreuses* (= *Tokophrya* 2e section, BÜTSCHLI et SAND).

3° *Corps trapu, subsphérique, ovoïde ou piriforme, circulaire en coupe transverse ; tentacules nombreux, ordinairement groupés à la face apicale*, avec parfois une vague *tendance à l'état fasciculé* ; *vacuole contractile unique* (= *Tokophrya*, 1re section, BÜTSCHLI et SAND, *pro parte*).

La troisième section se compose en entier d'espèces marines (formes plus primitives aussi par leur symétrie monaxone ?) tandis que les espèces des première et deuxième sections sont toutes exclusivement d'eau douce; l'ordre pourrait donc être aussi bien inversé.

(1) Ce même nom fut employé (mais à une date postérieure seulement), par STEIN (**1860**) pour désigner un genre nouveau de Ciliés astomes, pourvus d'une ventouse antérieure. Pris en ce sens, le nom doit disparaître et j'ai proposé déjà (COLLIN, **1911**, p. *440*) de le remplacer par celui de *Sieboldiellina*, non encore usité.

Section I.

1) Discophrya cothurnata (Weisse)

Acineta cothurnata, Weisse (1847).
« Diademartige Acinete » Stein (1854).
Podophrya cothurnata (Weisse), Claparède et Lachmann (1858-60).
Discophrya cothurnata (Weisse), Lachmann (1859).
Acineta diademiformis, Pritchard (1861).
Tokophrya cothurnata (Weisse), Bütschli (1889), Sand (1901), etc.

Bütschli (1889, p. 1854) et Sand (1901, p. 256) identifient à tort avec *D. cothurnata* la « *Podophrya ferrum-equinum* » de Zenker (1866) qui est en réalité une *Choanophrya* (Hartog 1902).

Claparède et Lachmann, Stein aussi, trouvaient assez abondamment ce superbe Acinète sur les racines des Lentilles d'eau en diverses localités ; malgré des recherches attentives, je n'ai jamais pu l'observer. Son mode de vie actuel ne semble guère à lui seul suffire à expliquer la forme discoïdale très prononcée du corps et son aplatissement suivant le plan frontal ; il semble plus logique de supposer qu'il s'agit là d'un caractère héréditaire à peu près indélébile, transmis par des ancêtres adaptés à d'autres conditions, vivant, par exemple, fixés sur un support mobile, exposés à des chocs multiples, peut-être aussi à des dangers d'émersion très fréquents ; car la forme aplatie du corps présente à ce point de vue des avantages indiscutables et faciles à concevoir.

Toutes les autres espèces de cette même section sont exclusivement commensales des Coléoptères aquatiques, ce qui vient à l'appui de l'hypothèse émise.

2) Discophrya ferrum-equinum (Ehrenberg)

Podophrya ferrum-equinum Ehrenberg (1840), Claparède et Lachmann (1858-60) *non* Lachmann (1856) *nec* Zenker (1866) (1).
Discophrya ferrum-equinum (Ehrenberg), Lachmann (1859).
Tokophrya ferrum-equinum (Ehr.), Bütschli (1889), Sand (1901).

J'ai trouvé quelquefois, toujours en très peu d'exemplaires, *D. ferrum-equinum* sur son hôte habituel, *Hydrophilus piceus* L. (peut-être aussi sur *H. pistaceus* ?) au marais de Frontignan, près Cette. La forme que j'ai rencontrée diffère à beaucoup d'égards de celle décrite par les auteurs (descriptions résumées dans la diagnose de Sand, 1901, p. 255). La figure

(1) Lachmann (1856) citait comme synonyme à l'espèce d'Ehrenberg : *Podophrya cothurnata* (Weisse) et décrit en effet cette dernière : les deux figures qu'il en donne et la localité qu'il indique (sur racine de *Lemna*) ne laissent pas subsister le moindre doute au sujet de la confusion commise par lui à cette époque.

Quant à Zenker (1866), j'ai déjà dit plus haut qu'il décrit indûment comme « *P. ferrum-equinum* Ehrenberg » l'unique espèce du g. *Choanophrya* Hartog, découverte par lui sur *Cyclops coronatus*. L'espèce authentique d'Ehrenberg n'est connue jusqu'ici que sur les Hydrophiles.

ci-contre (fig. XCVI, p. 367) suffit pour constater que la forme du corps est bien plus allongée que dans le type classique : la hauteur y dépasse très sensiblement la largeur, *au lieu d'être « deux fois plus faible »*.

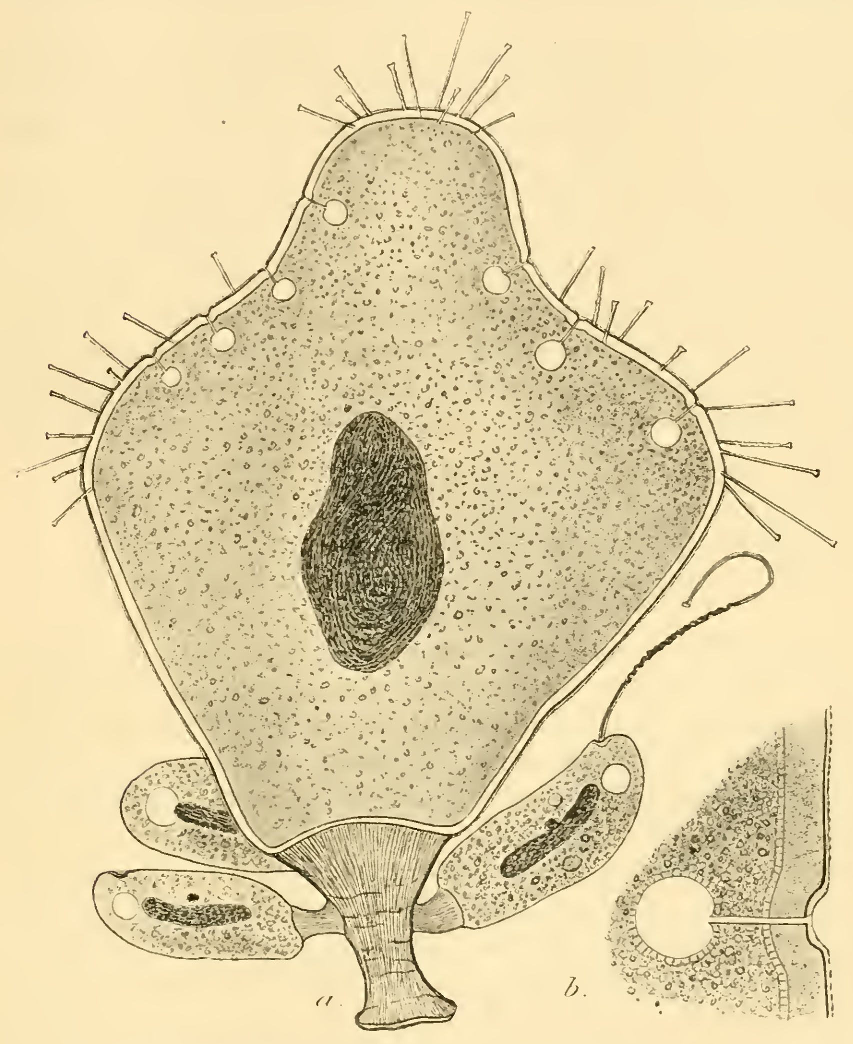


FIG. XCVI. *Discophrya ferrum-equinum* (EHRG.) ; *a*, grand exemplaire adulte (× 450) ; sur le style sont fixés 3 jeunes individus de *Rhynchophrya palpans* COLLIN ; *b*, portion périphérique avec vacuole contractile et canal (× 1500) *viv.*

Le style est aussi moins court et les tentacules sont groupés à peu près exclusivement sur l'apex proéminent et sur les angles latéraux, formant presque trois faisceaux lâches. Je propose pour cette variété le nom de *gracilescens, nov. var.*

Dimensions moyennes de mes exemplaires :

Corps : 215 μ de haut × 190 μ de large ; style : 58 μ de long × 16 μ de large au 1/3 inférieur et 50 μ au contact de la base du corps. — Diamètre des vacuoles, 6 à 10 μ, avec canal de 8 μ, (Sur le « puits *pré-stomatique* » à l'entrée du canal, voir chap. II, p. 60). Epaisseur du tégument 3 μ, 2. Tentacules 30 à 45 μ ; noyau ovalaire d'environ 75 × 45 μ.

L'identification de *Discophrya ferrum-equinum* avec *Discophrya speciosa* Lachmann (1859) qui tomberait en synonymie, est proposée avec doute par Bütschli (1889, p. 1872), puis acceptée par Sand (1901, p. 255). Or je la crois très improbable : Lachmann a trouvé son espèce (*que d'ailleurs il ne décrit point*) non pas sur un Hydrophile (seul hôte jusqu'ici pour *D. ferrum-equinum*), mais sur un « Dytiscide » qu'il laisse indéterminé. Dans de telles conditions, bien qu'il s'agisse probablement soit de *D. Steinii*, soit d'une espèce très proche parente (autant qu'on peut le supposer par l'indication d'hôte), nous ne saurons *jamais* avec exactitude à quoi correspond le nom de *D. speciosa* et ce nom doit disparaître de la nomenclature pour devenir *nomen nudum*, absolument inapplicable.

3) **Discophrya Steinii** (Clap. et Lachm.)

« Phase acinète d'*Opercularia articulata* » Stein (1854).
Acineta opercularíae, Stein (1859).
Podophrya Steinii, Claparède et Lachmann (1858-60).
Tokophrya Steinii (Cl. et L.), Bütschli (1889), Sand (1901).
Discophrya Steinii (Cl. et L.), Collin (1911).

Cette grande et belle espèce sur laquelle j'ai publié déjà (Collin, 1911) quelques résultats expérimentaux, n'a été rencontrée jusqu'ici que sur les élytres et les pattes de *Dytiscus marginalis* L. Il n'est pas improbable qu'elle se trouverait aussi sur d'autres espèces du même genre, mais non sur tous les Dysticides ; car à chaque genre paraît être adapté un commensal distinct.

Sur la structure particulière et les deux couches du tégument, voir p. 21 et fig. 68 à 70 (pl. IV) ; sur celle des tentacules, fig. V *a* (p. 43) ; enfin sur la constitution du macronucléus et les micronucléi nombreux fig. 11 (pl. I). La reproduction a lieu par embryon interne à face ventrale couverte de nombreux rangs de cils (d'où Stein croyait qu'il était « holotriche ») ; la cavité embryonnaire apparaît d'ordinaire orientée dans le sens vertical et s'ouvre sur le milieu de l'une des deux faces larges (chap. IV, p. 143 et 171) (1).

(1) Les embryons des exemplaires obtenus en culture m'ont paru posséder toujours un noyau rubané ou même déjà rameux (Collin, 1911, fig. XXII, p. 463 et fig. XXV, p. 466), tandis que sur les élytres de *Dytiscus* fraîchement capturés, je n'ai jamais trouvé que des jeunes à noyau subsphérique (comme fig. 11, Pl. I) ; bien que je ne doute à peu près point qu'ils m'appartiennent effectivement à *Discophrya Steinii*, je reconnais que ce détail aurait besoin d'être éclairci par de nouvelles observations.

4) **Discophrya cybistri** *n. sp.*

(Voir fig. III, p. 28).

Trouvée sur *Cybister Rœselii*, Coléoptère d'eau douce très voisin des Dytiques, au marais de Frontignan, près Cette. Au stade adulte, elle ressemble tout à fait à une variété abortive et réduite de *D. Steinii*, et pourrait être fort difficile à distinguer des états jeunes de cette espèce. Le style est presque toujours très court, réduit à une rosette basale deux ou trois fois moins haute que large (fig. III *a*, *b*, *e*, *f*) ; quand parfois il s'élève davantage (fig. III *c*) il est souvent mal conformé, comme si c'était un signe de dégénérescence. Le tégument a même structure que chez *D. Steinii*, mais au-dessous est une couche alvéolaire de plasma cortical qui n'apparaît jamais avec la même netteté chez l'Acinétien des Dytiques ; deux à trois vacuoles pulsatiles, rarement quatre ou cinq. Macronucléus ovalaire ou sphérique, souvent fragmenté (fig. III *a* et *e*) parfois rubané ou rameux, surtout chez les grands exemplaires. Reproduction par embryon monaxone aplati, à facies de *Trichodina*, extrêmement différent de celui de *D. Steinii*, et des autres formes du genre (cf. chap. IV, p. 144 et fig. XXXVII, *a* à *d*). C'est lui que j'ai décrit et figuré à tort comme embryon de cette dernière espèce, dans une note préliminaire (Collin, **1909** *e*, p. XXXVI et fig. I).

5) **Discophrya acilii** *n. sp.*

(Voir fig. XV, p. 95).

Trouvée sur *Acilius sulcatus*, surtout dans les sillons des élytres des ♀, cette espèce ressemble beaucoup à *D. cybistri* dont elle se distingue surtout par sa taille un peu plus grande et aussi par l'absence de couche alvéolaire au-dessous de l'ectoplasme. Ce ne sont pas là assurément des caractères fort nets, mais la diagnose seulement reste encore à préciser, car je ne doute en aucune façon qu'il ne s'agisse ici d'une espèce indépendante. L'embryon (que je connais encore trop peu pour pouvoir le décrire avec exactitude) doit être aplati et monaxone, comme chez *D. cybistri*, mais plus gros que la larve de cette dernière et sans le sillon ventral qui la caractérise.

6) **D. Lichtensteinii** (Clap. et Lachm.)

« Phase Acinète de l'*Opercularia Lichtensteinii* Stein (**1854**).
Acineta hyphydri, Stein (**1859**), Wrzesniowsky (**1877**).
Podophrya Lichtensteinii, Claparède et Lachmann (**1858-60**).
Podophrya Wrzesniowskyi, S. Kent (**1880-82**).
Tokophrya Lichtensteinii (Cl. et L.), Bütschli (**1889**), Sand (**1901**).

Cette espèce a été rencontrée par Stein (**1854**) sur *Hyphydrus bicolor* et par Wrzesniowsky (**1877**) sur *Hydroporus picipes*. Kent a cru devoir

considérer comme une espèce à part celle vivant sur le deuxième hôte ; c'est là une opinion possible, mais que rien actuellement ne permet d'appuyer ; toutes ces formes sont à revoir et surtout leurs embryons dont la morphologie est encore inconnue. En tout cas, par la forme très allongée du corps (qui est deux fois plus haut que large) *D. Lichtensteinii* fait nettement passage à la deuxième section du genre *Discophrya.*

Voici les dimensions indiquées par WRZESNIOWSKY (bien supérieures à celles données dans la diagnose de SAND) :

Hauteur du corps, 63 à 240 μ ; largeur 36 à 156 μ ; épaisseur, jusqu'à 15 μ. Style, longueur 24 à 99 μ. Epaisseur de la pellicule (sans doute y compris l'ectoplasme ?) 1 μ, 2, non point 12 μ (!) comme l'écrit SAND (**1901**, p. 255), probablement par suite d'un lapsus typographique.

SECTION II.

1) **Discophrya astaci** (Clap. et Lachm.)

« Acinete des Flusskrebses », STEIN (**1854**).
Acineta astaci, STEIN (**1859**).
Podophrya astaci, CLAPARÈDE et LACHMANN (**1858-60**).
Tokophrya astaci (Cl. et L.), BÜTSCHLI (**1889**), SAND (**1901**).

Cette espèce est relativement bien connue par les nombreuses figures de STEIN (**1854**, pl. VI, fig. 27 à 41). Par son pédoncule robuste, de forme conoïde et progressivement évasé, elle se rattache encore aux espèces qui viennent d'être étudiées (*Discophrya* du premier groupe), mais la morphologie du corps est beaucoup plutôt celle des espèces qui vont suivre. La reproduction a lieu par embryon interne allongé, ovoïde et aplati, cilié antérieurement et sur la face ventrale (donc très probablement à rangs de cils obliques, comme chez *D. elongata*). La cavité embryonnaire est allongée dans le sens du plus grand axe du corps et située latéralement par rapport au noyau ; la sortie a lieu cependant par le pôle apical (STEIN).

2) **Discophrya elongata** (Clap. et Lachm.)

Podophrya elongata, CLAPARÈDE et LACHMANN (**1858-60**).
Tokophrya elongata (Cl. et L.), BÜTSCHLI (**1889**), SAND (**1901**).
Discophrya elongata (Cl. et L.), COLLIN (**1911**).

J'ai suffisamment insisté sur la morphologie de cet Acinétien, tant à l'état normal qu'à l'état dégénératif (COLLIN, **1911**, p. 440 à 462, et fig. IV à XX), pour pouvoir être bref ici. L'ectoplasme est finement criblé,

comme chez *D. Steinii*, mais les ponctuations y sont plus difficiles à mettre en évidence à cause de la moindre épaisseur. Je n'ai jamais trouvé chez le type normal « quatre faisceaux » tentaculaires, comme le dit SAND (**1901**, p. 260), mais seulement trois : un apical et deux autres latéraux. La reproduction a lieu par embryon interne (chap. IV, p. 143 et fig. XCVII *a*) dont la sortie s'opère par une fente latérale.

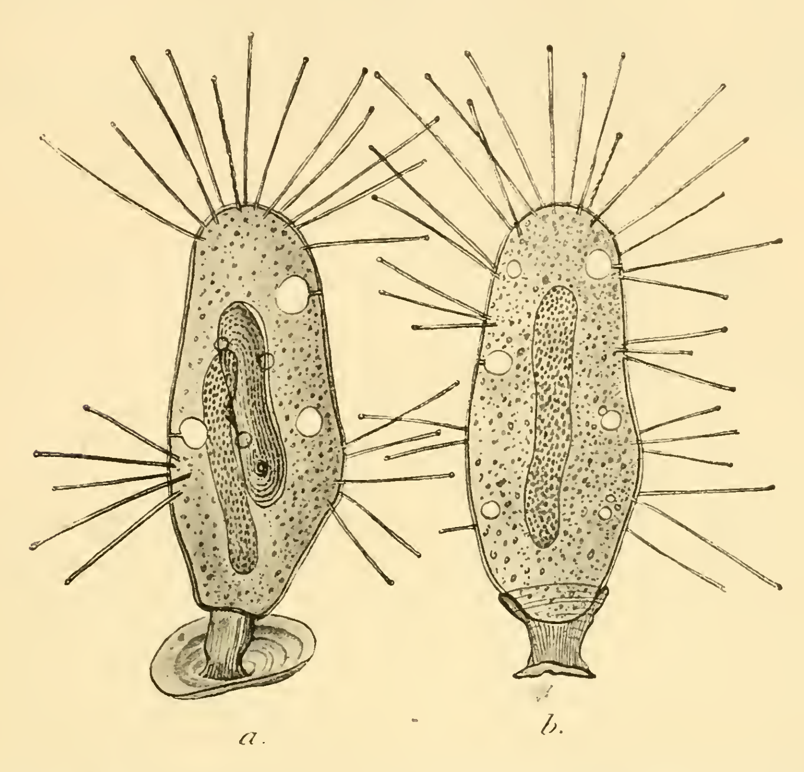


FIG. XCVII. *Discophrya elongata* (CL. et L.) ; *a*, exemplaire brevistyle à large plaque basale (race culturale flottante), avec ébauche embryonnaire × 650 ; *b*, exemplaire à tentacules peu nettement fasciculés ; style dilaté au sommet enveloppant la base du corps (= var. *Scyphostyla* nov. var.) *viv.* × 500.

Je signalerai en terminant une variété spéciale que j'ai trouvée tout récemment sur des coquilles de Paludines (*Vivipara contecta*, Mill.) dans l'un des bassins du Jardin des Plantes de Montpellier. Sans cesser d'être à faisceau strié massif, comme dans la forme type, le style qui est ici fort court (20 à 25 μ environ) se dilate supérieurement en une sorte de cupule évasée sur laquelle repose la base du corps protoplasmique, comme un œuf sur son coquetier. Je nommerai cette forme (qui est constante et exclusive dans la station sus-indiquée) : var. *scyphostyla*,

nov. var. (voir fig. XCVII *b*, p. 371). Il y a tendance également chez elle à la multiplication des faisceaux tentaculaires, ou à leur confusion.

3) **Discophrya cylindrica** (Perty)

Podophrya cylindrica, PERTY (1825).
Tokophrya cylindrica (Perty), BÜTSCHLI (1889), SAND (1901).

4) **Discophrya inclinata** (Kellicott)

Podophrya inclinata, KELLICOTT (1885).
Tokophrya inclinata (Kellicott), BÜTSCHLI (1889), SAND (1901).

Je ne connais personnellement ni l'une ni l'autre de ces deux formes.

SECTION III.

1) **Discophrya Lyngbyei** (Ehrenberg)

Acineta Lynbyei, EHRENBERG (1838).
Podophrya Lyngbyei (Ehrg.), CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-60), *non* ROBIN (1879) (1).
Tokophrya Lyngbyei (Ehrg.), BÜTSCHLI (1339), SAND (1901).

J'ai rencontré quelquefois cette espèce sur les poils de divers Crustacés marins (des Pagures en particulier), mais beaucoup trop rarement pour avoir pu en faire une étude approfondie. Le style est à faisceau massif avec la gaine finement plissée, et de la base du corps partent souvent des stries radiales ou crêtes ascendantes, assez semblables à celles vues par HERTWIG (1876) chez *Ephelota gemmipara*. Ici non plus, elles ne sont point constantes, ni caractéristiques de l'espèce. J'ai toujours vu le cytoplasme bourré de grains d'un jaune doré ou quelquefois brunâtre. Le noyau était ovalaire, avec un micronucléus unique (voir fig. XVII *a* p. 103).

Le mode de reproduction nous est encore fort mal connu : CLAPARÈDE et LACHMANN (*Etudes* (II) pl. I, fig. 9), auraient vu des embryons internes multiples (jusqu'à cinq à la fois sur un même individu) et de taille fort inégale ; rien ne prouve absolument que ce ne soient point des parasites, des *Endosphæra*, par exemple. D'autre part, SAND (1899 et 1901) indique (mais sans description, ni figure) des « bourgeons ciliés multiples » à développement extérieur ; n'y aurait-il pas eu confusion avec *Ephelota ?*

2) **Discophrya Francottei** (Sand)

(*Tokophrya Francottei*, SAND (1895, 1899, et 1901).

Très voisine de la précédente, sauf par son pédoncule plus mince et ses suçoirs bien moins nombreux ; cette espèce m'est inconnue.

(1) CH. ROBIN appliqua à tort ce nom à un Acinétien d'un groupe tout différent, l'*Ephelota gemmipara* (Hertwig) dont il prétendait, sans aucune raison solide, devoir nier l'autonomie.

3) Discophrya conipes (Mereschkowsky)

Podophrya conipes, MERESCHKOWSKY (1879).
Tokophrya conipes (Mereschk.), BÜTSCHLI (1889), SAND (1901).

Cette forme a été retrouvée récemment par MEUNIER (1910, pl. XIII, fig. 46) dans les matériaux rapportés de la mer de Barents, au cours de la croisière accomplie par le duc d'Orléans (1907). La « *Podophrya macropus* n. sp. » figurée par le même auteur (*ibid*, pl. XIV, fig. 11) ne me paraît en différer par aucun caractère important ; sa place naturelle devra être en simple synonyme. Au plus y pourrait-on voir une variété très peu tranchée de *Discophrya conipes*.

4) Discophrya interrupta (Schröder)

Tokophrya interrupta, SCHRÖDER (1907).

5) Discophrya campanula (Schröder)

(*Tokophrya campanula*, SCHRÖDER (1907).

Cette espèce et la précédente, découvertes simultanément sur des Copépodes pélagiques des genres *Euchæta* et *Metridia*, rapportés par l' « Expédition sud-polaire allemande », se trouvent être des plus curieuses par la structure du pédoncule, occupé seulement en partie par le faisceau strié (cf. chap. II, p. 111). La reproduction a lieu, chez l'une et l'autre, par embryons internes, simples ou multiples, ciliés ventralement et antérieurement, donc sans doute très comparables, au point de vue morphologique aux embryons de *D. Steinii*, *D. astaci* et *D. elongata* (chap. IV, p. 143). Ceci confirme d'une façon parfaite les affinités des trois groupes du genre *Discophrya* tel que je le comprends ici (1).

J'y rattacherai encore, mais avec moins de certitude, les trois espèces suivantes encore trop peu connues (les deux premières d'eau douce et la dernière marine) :

(1) SCHRÖDER (1911) a fait connaître, sous le nom de *Tokophrya Steueri* n. sp., également sur un Copépode pélagique (*Euchæta hebes* Giesbr.) provenant cette fois des zones profondes de l'Adriatique, une *Discophrya* (sensu meo) qui tient en quelque sorte une place intermédiaire entre *D. interrupta* et *D. campanula* : elle a le style de la première, à fort peu de chose près (plaque cémentaire mieux développée) et de la deuxième la forme discoïdale du corps avec les tentacules également répartis. Un intérêt spécial s'attache à la présence, *chez quelques grands exemplaires et chez eux seulement*, d'un cycle périphérique de tentacules pointus, rudimentaires, que l'auteur compare (comme position sinon comme fonction) aux tentacules ravisseurs d'*Ephelota gemmipara*. Il est permis de se demander s'il n'y aurait point là comme une indication précieuse en faveur de l'origine possible des *Ephelotidæ* à partir des *Discophrya* marines de la troisième série, et si *D. Steueri* (Schröder) ne marque pas précisément un *début* de différenciation dans ce sens.

6) **Discophrya macrostyla** (Stokes)

Podophrya macrostyla, Stokes (1885 *a*).
Tokophrya macrostyla (Stokes), Bütschli (1889), Sand (1901).

7) **Discophrya macrocaulis** (Stokes)

Acineta macrocaulis, Stokes (1887).
Tokophrya macrocaulis (Stokes), Sand (1901).

8) **Discophrya marina** (Andrusov)

Podophrya marina, Andrusov (1886).
Tokophrya marina (Andrusov), Sand (1901).

Genre II. **THAUMATOPHRYA** *n. g.*

J'ai créé ce nouveau genre pour une forme très aberrante, découverte par Claparède et Lachmann (1858-60) sur un *Ceramium* de la côte de Norvège (*un seul exemplaire observé*) et non retrouvée depuis. Espèce unique :

1) **Thaumatophrya trold** (Clap. et Lachm.)

Podophrya trold, Claparède et Lachmann (1858-60).
Ephelota trold (Cl. et L.), Kent (1880-82).
Tokophrya trold (Cl. et L.), Bütschli (1889), Sand (1901).

La structure des suçoirs encore énigmatique, mais à coup sûr extrêmement spéciale, suffit à elle seule à différencier cette espèce de tous les autres Acinétiens connus. C'est un caractère d'importance tout au moins générique, peut-être même bien davantage (chap. II, p. 39).

J'ai placé le nouveau genre parmi les Discophryidae ; car, par sa morphologie externe qui nous est seule connue et par son aspect d'ensemble, *Th. trold* m'a paru (ainsi qu'à mes prédécesseurs, Bütschli et Sand) avoir de très nombreux rapports avec les espèces marines du genre *Discophrya* (troisième section) et en particulier avec *D. Lyngbyei* de laquelle elle pourrait assez logiquement dériver.

Genre III. **RHYNCHOPHRYA** Collin (1909)

Genre établi pour une seule forme qui est remarquable à la fois par la symétrie bilatérale du corps, incurvé selon son axe, ainsi que le pédoncule, et par la taille démesurée de ses rares tentacules, tant en longueur qu'en épaisseur.

1) Rhynchophrya palpans Collin (1909 *c*)

(Voir fig. XCVIII, *a* à f).

Style de forme trapue, à faisceau strié massif, toujours plus ou moins fortement courbé, faisant un angle aigu avec le substatum ; sa hauteur est égale à une fois ou deux fois sa largeur. Il s'élargit très légèrement de la base au sommet. Le corps est un ellipsoïde allongé, très aplati et même concave suivant une de ses faces, très convexe suivant l'autre ;



Fig. XCVIII. *Rhynchophrya palpans* Collin ; *a*, *b*, *c*, exemplaires en coupe verticale pour montrer les 2 noyaux (Ma et Mi.), la structure des tentacules et une cavité embryonnaire en *c*; *d*, exemplaire vivant (× 650) avec tentacules complets, canal des vacuoles, etc. ; *e*, partie antérieure plus grossie (× 1000), avec grains d'excrétion en amas disséminés çà et là dans le cytoplasme ; tube interne et gaine d'un suçoir ; *f*, même suçoir en coupe optique transverse.

ce qui détermine aussitôt un plan de symétrie unique antéro-postérieur. Pendant longtemps, je n'ai connu que des exemplaires jeunes (voir fig. XCVI, p. 367) pourvus d'un tentacule unique, constamment implanté vers le sommet du corps, toujours plus près de la face plane. Cet unique suçoir, flexueux et mobile en tous sens, comme ceux des *Urnula* et des *Acinetopsis* (caractère de convergence !) s'allonge et se rétracte avec une grande rapidité ; il atteint 180 μ. Il peut ensuite disparaître en entier dans l'espace de quelques secondes, une légère dépression ou fossette

de la surface du corps indiquant seule la place où il s'est comme évanoui (fig. XCVI *à gauche*) (1).

Sur les individus plus âgés (p. ex. fig. XCVIII *a* et *d*) il s'ajoute à ce suçoir primitivement formé d'autres tentacules plus petits, deux ou trois en moyenne, et de préférence sur le tiers supérieur de la face la plus bombée ; un seul atteint en général les dimensions énormes du tentacule primaire (j'en ai mesuré souvent d'une longueur de 200 μ !) les autres demeurant plus ou moins abortifs, au moins d'après les exemplaires assez nombreux (une centaine environ) que j'ai pu examiner. J'ai décrit antérieurement (chap. II, p. 36, 40, 46) la structure fine de ces suçoirs et leur cône d'insertion ; je n'y reviendrai pas ici, sinon pour dire que le tube axial, relativement très fin par rapport à la gaine, se prolonge à l'intérieur presque jusqu'à la base du corps (fig. XCVIII *a* et *c*). Le macronucléus est en ruban arqué, avec un micronucléus unique et très volumineux (5 μ) dans sa concavité. Les vacuoles contractiles, au nombre 6 à 10 environ, pourvues chacune d'un long canal, sont rangées suivant une ligne en fer à cheval dans un plan perpendiculaire aux deux faces plane et convexe, surtout dans les deux tiers supérieurs de l'Infusoire.

Par ce dernier caractère, ainsi que par le mode de reproduction (bourgeonnement interne, avec cavité embryonnaire allongée verticalement et orifice de sortie latéral : fig. XCVIII *c*), *Rhynchophrya palpans* se relie très étroitement aux *Discophrya* des premier et deuxième groupes. Son mode de vie l'en rapproche aussi, car je l'ai encontrée jusqu'ici exclusivement sur le corps et les élytres de l'*Hydrophilus piceus* L. où elle vit en compagnie de nombreux Vorticellides, de *Periacineta linguifera* et de *Discophrya ferrum-equinum*. Elle est même très souvent fixée sur la coque ou le style de ces deux dernières formes (fig. XCVI, p. 367).

L'embryon n'a jamais été vu après sa libération ; il est probable que son étude viendrait utilement confirmer le rapprochement systématique que je propose ici.

Dimensions d'un exemplaire adulte :

Style : 20 × 10 μ ; hauteur du corps : 85 μ ; largeur : 50 μ ; épaisseur : 38 μ. Longueur des tentacules de 10 à 200 μ.

(1) C'est d'après ces exemplaires seulement que j'avais établi la diagnose préliminaire (**1909** *b*) qui se trouve à présent fautive ; je la rétracte ici en ce qu'elle a d'inexact : à savoir la présence constante d'un tentacule *unique*. Je dois corriger en même temps une erreur typographique qui s'est glissée dans le texte de cette même communication, car on a imprimé : « *Rhynchophrya palpaus* ».

Genre IV. **CHOANOPHRYA** Hartog **(1902)**

Se distingue par ses larges tentacules (larges à la fois par la gaine et par le tube interne) susceptibles de se dilater en entonnoir à leur extrémité, pour engloutir des particules volumineuses qu'ils attirent à distance en fonctionnant à la façon d'une pompe aspiratrice (chap. VII, p. 264).

1) **Choanophrya infundibulifera** (Hartog)

Acineta ferrum-equinum (Ehrg.), ZENKER (**1866**) *non* EHRENBERG (**1840**).
Podophrya ? infundibulifera, HARTOG (1881) (1).
Acineta infundibulifera, (Hartog), KENT (**1880-82**).
« *Podophrya infundibuliformis* » (*sic*), BÜTSCHLI (**1889**, p. 1868).

J'ai rencontré en abondance cette forme très curieuse fixée sur les pièces buccales de *Cyclops coronatus* CLAUS (même espèce où ZENKER jadis la découvrit) dans l'étang de Vernois, ainsi que dans ceux de Pontailler-sur-Saône (Côte-d'Or). Elle m'a paru fort rare ou même inexistante en d'autres localités.

Sur la forme du pédoncule à faisceau strié tubulaire et sur la structure fine de la substance axiale, voir fig. XXIII (p. 114). J'ai décrit également (chap. III, p. 115) le curieux « *disque suprastylaire* » et son mode de formation. Les tentacules d'ordinaire peu nombreux (dix à douze en moyenne chez les plus grands individus) sont irrégulièrement répartis sur la surface entière du corps, parfois groupés d'un seul côté (fig. LXXI, p. 260). Sur la structure du tégument (pellicule + ectoplasme alvéolaire, déjà signalé par HARTOG **1906**) voir p. 27 et fig. LI (p. 184) et 73 (pl. IV). Macronucléus ovalaire ou sphérique, avec « grains pariétaux » et membrane facilement isolable (fig. 10, pl. I). Un micronucléus accolé ; voir sa figure de division (fig. 75, pl. IV).

La reproduction a lieu par embryon interne, comme l'avait déjà vu ZENKER ; cet embryon est du type monaxone, à quatre rangs de cils, très voisin de celui de *Tokophrya cyclopum*, quoique plus allongé (fig. XLVII, p. 169, LI, p. 184 et 75, pl. IV).

Les individus jeunes n'ont d'abord qu'un seul tentacule, comme sur la figure de ZENKER reproduite par HARTOG (**1906**) et par KENT (**1880-82**) ; le nombre de ces organes s'accroît ensuite progressivement, mais avec une certaine lenteur et je suis pour ma part persuadé que l' « *Acineta* (?)

(1) Comme je l'ai dit (p. 332), SAND (**1901**) met ce nom en synonyme à *Tokophrya cyclopum*, erreur trop évidente pour qu'il y ait lieu d'y insister.

crassipes Fric et Vavra (**1894**) trouvé sur un *Cyclops sp.* (= *Tokophrya crassipes* (F. et V.) dans Bütschli et dans Sand) ne représente rien autre chose que le stade non adulte de *Choanophrya.* Ce nom serait à ajouter à la synonymie que j'ai donnée plus haut. Rousseau et Schouteden (**1907**) en faisant la révision des Acinètes d'eau douce, mettent le genre *Choanophrya* parmi les Podophryidae. C'est là une erreur évidente, car l'Acinétien des *Cyclops* découvert par Zenker n'a certainement aucune affinité avec les genres *Podophrya* et *Sphœrophrya*, lesquels se reproduisent toujours exclusivement par division externe.

Les affinités de cette espèce à facies aberrant avec les autres Discophryidæ, et en particulier avec le genre *Discophrya*, me paraissent assez probables, mais non pas démontrées ; la présence de l'embryon pourvu d'une symétrie monaxone n'est en tous cas pas un obstacle, car il existe aussi chez *Discophrya cybistri* (cf. plus haut, p. 369) un embryon du même type.

Dimensions maximales observées :

Style : 56 × 6 à 8 μ; corps : 65 × 60 μ; tentacules : 100 × 3 μ à l'état d'extension, 15 × 5 μ à l'état contracté; lumen : 1 μ, 5 à 2 μ; entonnoir terminal : 5 à 8 μ (1).

Genre V. **RHYNCHETA** Zenker (**1866**)

Ce genre se distingue aisément entre tous par un corps protoplasmique fixé directement au substratum, sans style ni loge, et effilé supérieurement en un long prolongement très mobile ou *trompe* (« tentacule » des auteurs), lequel est terminé par un suçoir unique d'une extrême brièveté. (Pour cette notion morphologique, que je crois établie sur des bases bien certaines, voir chap. II, p. 38.)

La place de *Rhyncheta* est encore imprécisée ; il n'a en tout cas rien à faire avec les *Urnula* et *Acinetopsis* desquels Bütschli et Sand l'ont rapproché à tort, en une famille des « Urnulidæ » tout à fait artificielle. Je l'ai mis provisoirement à côté de *Rhynchophrya* et *Choanophrya*, parce que la structure de la trompe rappelle très fort celle des suçoirs à large gaine de ces deux derniers genres ; mais il faudrait songer aussi à des affinités

(1) Ces chiffres ne coïncident guère avec les dimensions *énormes* indiquées par Zenker, reproduites après lui par Hartog (**1902**) :

Style : 0,20 Mm. × 0,02 Mm.

Largeur des tentacules : 0,020 à 0,030 Mm.

Lumen : 0,007 Mm. et entonnoir 5 fois plus large.

Il y a là certainement une erreur de mesure, peut-être même erreur dans l'évaluation de l unité métrique dont il est fait usage.

possibles avec le groupe si aberrant des Dendrocometidæ, la « trompe » de *Rhynchæta*, avec son court tentacule terminal étant tout à fait l'homologue de l'un quelconque des « bras » de *Stylocometes*.

1) **Rhyncheta cyclopum** Zenker

Trouvé par Zenker (1866) et par Entz (1896) sur l'abdomen et sur les pattes de *Cyclops coronatus* Claus. ; puis par Hartog (1902) sur *Cyclops gigas*.

2) **Rhyncheta obconica** Hartog (1902)

Espèce toute provisoire et dont l'autonomie paraît douteuse à son auteur lui-même ; un seul exemplaire rencontré, également sur *Cyclops gigas*. Reproduction par embryon interne du type « péritriche » monaxone, assez semblable à celui de *Choanophrya*.

3) **Rhyncheta gammari** Eismond (1895)

En Bohême, sur les plaques branchiales de *Gammarus pulex*. La présence de vacuoles contractiles multiples (9) sur le bord marginal serait-elle un indice de relations de parenté avec *Discophrya ?*

Famille III. **Dendrosomidæ**

(*Dendrosomina* Bütschli (1889) et Sand (1901).

Cette famille qui serait peut-être mieux nommée encore : famille des Trichophryidæ (d'après le genre principal *Trichophrya*, origine fort probable de la plupart des espèces de ce groupe) est bien caractérisée par la forme irrégulière du corps qui tend à perdre de plus en plus toute trace de la symétrie primitive monaxone, à mesure que ses dimensions deviennent plus considérables. L'animal est d'ordinaire fixé au substratum par toute sa face basale, sans aucune différenciation stylaire, ni sans plaque adhésive. Un pédoncule, d'ailleurs fort court, apparaît seulement chez les deux derniers genres (*Dendrosomides* et *Rhabdophrya*) qui font passage au groupe suivant, les Ophryodendridae. Reproduction par bourgeonnement interne, simple ou multiple, quelquefois par individus vermiformes.

Genre I. **TRICHOPHRYA** (Claparède et Lachmann)

Ce genre comprend les formes les moins différenciées, les moins asymétriques aussi et en même temps toutes celles des plus petites dimensions ;

l'aspect est très variable, même pour les individus compris dans une espèce unique. L'autonomie du genre a été contestée à diverses reprises, certains auteurs ne voulant voir avec BADCOCK (1880) et ENTZ (1884), dans les *Trichophrya*, que les « formes sessiles » d'Acinétiens pédonculés ; BÜTSCHLI (1889) et SCHEWIAKOFF (1893) ont combattu cette opinion. Je me range à leur avis pour la plupart des espèces qui ont été décrites et nommées jusqu'ici, mais j'ai montré moi-même (1911) que l'on peut obtenir aisément en culture, pour des Acinétiens divers normalement pédonculés, des « formes *Trichophrya* » (races culturales astyles) *parfois très modifiées et jamais réversibles.*

Au sujet de l'origine possible du groupe des TRICHOPHRYIDÆ, très probablement polyphylétique, ceci n'est point sans importance.

1) **Trichophrya epistylidis** (Claparède et Lachmann)

Actinophrys sol (Ehrbg.), PERTY (1852) *non* Ehrenberg.
Acincta sp. ? CIENKOWSKY (1855 *b*).
Acinète sessile, D'UDEKEM (1857).
Trichophrya sinuosa, STOKES (1886).
Trichophrya sp. ? (sur *Gammarus*), EISMOND (1895).
Dendrosoma astaci, STEIN (1859) (1).

2) **Trichophrya cordiformis** Schewiakoff **(1893)**

3) **Trichophrya piscium** Bütschli **(1889)**

« Acinete der Fischkiemen » LIEBERKÜHN (*inédit*).

4) **Trichophrya salparum** Entz **(1884)**

Trichophrya ascidiarum, LACHMANN (1859 *b*) (*non décrit*).

Comme sa synonymie l'indique cette espèce vit en même temps sur les Tuniciers pélagiques (Salpes) et sur les Tuniciers benthiques (Ascidies). G. ENTZ l'a trouvée à Naples sur *Salpa democratica* et mon ami E. Chatton m'a dit l'avoir rencontrée également à Banyuls sur cette même espèce. Je l'ai pour ma part toujours cherchée en vain à Cette, sur *Salpa democratica-mucronata* et sur *Salpa runcinata-fusiformis*. LACHMANN en avait fait la découverte sur des Ascidies composées du genre *Polyclinum* et CALKINS depuis l'a revue (1901) habitant la branchie d'une forme non coloniale : *Molgula manhatensis*. Elle est à Cette en abondance sur *Ciona intestinalis* L., sur les *Ascidiella aspersa* et *scabra* et enfin sur les Botrylles. Chez ces deniers, si l'on monte *in toto* des colonies préalablement éclaircies et colorées, on observe une répartition très constante des Acinètes,

(1) L'identité de ces deux dernières formes avec *Tr. epistylidis* ne me paraît pas être complètement établie ; la dernière même est considérée par S. KENT (1880-82) et plus récemment encore par HICKSON et WADSWORTH (1909, p. 144), comme « très probablement synonyme de *Dendrosoma radians*. »

qui sont fixés exclusivement sur la surface comprise entre le cercle tentaculaire et le cercle péricoronal de chaque ascidiozoïde. D'après l'expérience très étendue de M. le Professeur Julin (communication verbale), c'est aussi leur lieu d'élection sur la plupart des Ascidies.

Les deux faisceaux de suçoirs, dont chacun est porté par un lobe

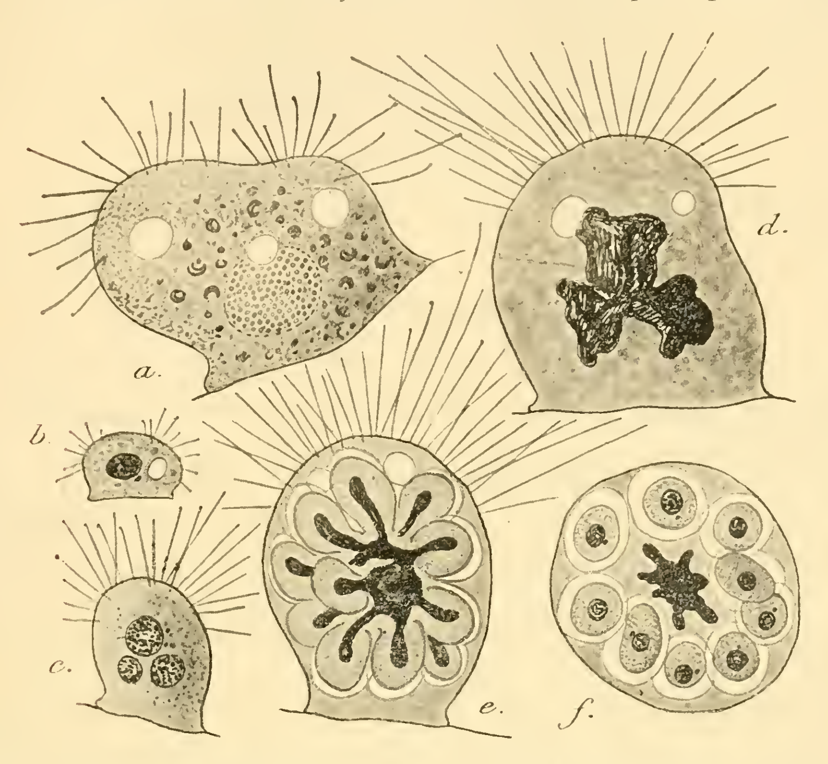


FIG. XCIX. *Trichophrya salparum* ENTZ. (× 500) ; *a*, exemplaire de moyenne taille (*in vivo*), à noyau encore sphérique ; 3 vacuoles contractiles et inclusions cupuliformes dans tout le cytoplasme ; *b* et *c*, jeunes exemplaires dont un à 3 noyaux distincts ; *d*, *e*, *f*, individus adultes (tentacules incomplets), l'un avec noyau rameux, les 2 autres en bourgeonnement multiple ; en *f*, micronucléus visible dans certains embryons (prép. totales au carmin boracique). Sur la dernière figure, l'Infusoire est représenté en coupe optique transversale.

apical du corps, sont souvent bien séparés, mais souvent aussi confondus par suite de la présence de tentacules intermédiaires. Le cytoplasme que G. ENTZ dit incolore (au moins sur les exemplaires des Salpes), m'a paru presque toujours (sur ceux des Ascidies) bourré de pigment jaune, comme il l'est chez la plupart des Tentaculifères marins.

Noyau sphérique, rubané ou fragmenté (fig. XCIX *a* à *d*) ; reproduction par bourgeonnement interne, multiple et simultané (chap. IV, p. 177 et fig. XCIX *e*, *f*). Les embryons sont ovoïdes avec des rangs de cils

transverses qui m'ont paru assez nombreux : je n'ai jamais encore assisté à leur sortie, ni réussi à les voir libres.

5) **Trichophrya simplex** (Zacharias)

Acineta simplex, ZACHARIAS (**1893**), *non* Maskell.
Trichophrya simplex (Zacharias), SAND, (**1901**).

6) **Trichophrya amœboïdes** Sand (**1899, 1901**)

7) **Trichophrya variabilis** Sand (**1899, 1901**)

8) **Trichophrya odontophora** Sand (**1899, 1901**)

9) **Trichophrya mirabilis** Sand (**1899, 1901**)

sont autant de formes peu connues, encore à réétudier.

Genre II. STAUROPHRYA Zacharias (1893)

Ce genre est caractérisé par sa symétrie très spéciale (*symétrie polyaxone*, chap. I, p. 17) qui est une conséquence de son adaptation à la vie pélagique.

1) **Staurophrya elegans** Zacharias (**1893**)

Espèce unique jusqu'à présent ; d'après les nombreuses mentions qui en sont faites au cours des listes faunistiques, par ZACHARIAS et ses élèves (p. ex. M. VOIGT **1902**) elle paraît être fort commune dans les lacs de l'Allemagne du Nord. ZYKOFF (**1902**) l'a retrouvée aussi dans le plankton de la Volga.

SAND (**1901**, p. 331) a cru devoir exclure cette forme des Tentaculifères, sans doute à cause des tentacules décrits comme « non capités ». Mais ZACHARIAS avait déjà rectifié cette erreur de sa description première et indiqué (**1894**), dans une notice très importante qui semble avoir échappé à SAND, à la fois le mode de reproduction par embryon interne à rangs de cils antérieurs et l'état enkysté sous lequel probablement l'Acinétien traverse la période hivernale (voir chap. VI, p. 247).

Genre III. TETRAEDROPHRYA Zykoff (1902)

Genre nommé et non décrit ; est sans doute à placer au voisinage du précédent, adapté comme lui à la vie planktonique ; une seule espèce.

1) **Tetraedrophrya planktonica** Zykoff (**1902**)

Genre IV. **ASTROPHRYA** Awerinzew (1903)

Caractérisé par la symétrie rayonnée du corps, formé d'une partie centrale massive avec huit prolongement dont chacun se termine par un faisceau de suçoirs capités. La « coque » (Gehaüse) formée de particules de sable agglutinées paraît être l'homologue du revêtement muqueux, souvent recouvert de débris et de particules vaseuses, de *Dendrosoma radians* et non une loge pelliculaire vraie. Une seule espèce :

1) **Astrophrya arenaria** Awerinzew (1903)

Décrite d'après un exemplaire unique du plankton de la Volga (cf. p. 296).

Genre V. **LERNÆOPHRYA** Pérez (1903)

Caractérisé à la fois par ses grandes dimensions (jusqu'à 400 μ) et par un corps aplati, encroûtant, étroitement appliqué au support, et duquel s'élèvent des digitations obtuses terminées par un faisceau de très longs tentacules.

1) **Lernæophrya capitata** Pérez (1903)

Jusqu'ici seule espèce du genre, découverte par Pérez, sur les tiges de l'Hydraire *Cordylophora lacustris* Allmann, dans une eau à peine saumâtre, aux bassins des Docks du port de Bordeaux; retrouvée depuis par Hickson et Wadsworth (1909) vivant sur le même hôte, cette fois en eau complètement douce, dans un canal fluvial d'Angleterre. Ces deux auteurs ont ajouté à la description primitive certains détails intéressants, et en particulier pour ce qui concerne les embryons ; ils n'ont pas pu apercevoir de micronucléi.

Genre VI. **DENDROSOMA** Ehrenberg (1837)

Même structure que *Lernæophrya* ; ramification du corps beaucoup plus avancée, avec stolon basal et rameaux ascendants, eux-mêmes pourvus de branches secondaires. Dimensions vraiment colossales pour un Protozoaire (jusqu'à 2.400 μ). Espèce unique :

1) **Dendrosoma radians** Ehrenberg **(1837)**

Cette remarquable forme dont l'aspect extérieur nous était assez bien connu, par suite de recherches datant des plus anciens auteurs (Ehrenberg **1837**, **1840**, **1862** ; Claparède et Lachmann **1858-61** ; Lewick, **1880** ; S. Kent **1880-82**), a été étudiée récemment, d'une manière plus approfondie, par Hickson et Wadsworth (**1909**). Les deux savants anglais ont insisté surtout sur la structure intime du système nucléaire, macro- et micronucléi (voir chap. II, p. 70 et 97), et sur les phénomènes de la reproduction. Celle-ci a lieu exclusivement par embryons internes monaxones et aplatis en lentille plan-convexe, quelquefois aussi ovalaires ; les prétendus « bourgeons externes » observés par Saville Kent sont en réalité d'autres Acinètes parasites : *Urnula epistylidis* (voir chap. IX, p. 303).

Genre VII. **DENDROSOMIDES** Collin **(1906)**

Corps rameux comme *Dendrosoma,* mais pourvu d'un pédoncule et beaucoup moins variable dans sa morphologie ; reproduction par *individus vermiformes,* probablement aussi par embryons.

1) **Dendrosomides paguri** Collin **(1906)**

Style toujours assez court, à faisceau strié massif, et progressivement élargi de la base au sommet. Corps massif à la base et ensuite trifurqué ; la longueur des trois bras est d'ordinaire égale et, sur tout leur parcours, des renflements alternatifs ou des lobes latéraux servent de point d'insertion aux faisceaux tentaculaires. Nombreuses vacuoles contractiles, le plus souvent situées à la base des faisceaux, mais moins nombreuses que ces derniers (cinq à six pour chaque bras au lieu de dix à quinze). Macronucléus rameux, formé d'une partie basale indivise et de trois branches ascendantes, une pour chacun des bras ; trois à cinq micronucléi, toujours au voisinage de la partie basale. J'ai observé *une fois* un exemplaire dont l'un des bras portait un rameau secondaire sans diverticule du noyau (fig. c *a*) et *une fois* aussi un exemplaire à quatre bras, tous les quatre pourvus du diverticule nucléaire (fig. c *b*) ; ce sont les seules anomalies que j'aie pu constater, pour deux ou trois cents exemplaires étudiés.

Sur la structure des *vermiformes,* voir chap. IV (p. 195) et fig. LVI

(p. 194) et sur leur métamorphose en exemplaires adultes tentaculés et trifurqués, chap. IV (p. 197) et fig. LVII (p. 196) et LVIII (p. 198).

Longueur du style 50 à 80 μ ; largeur en haut 15 μ. Hauteur totale du

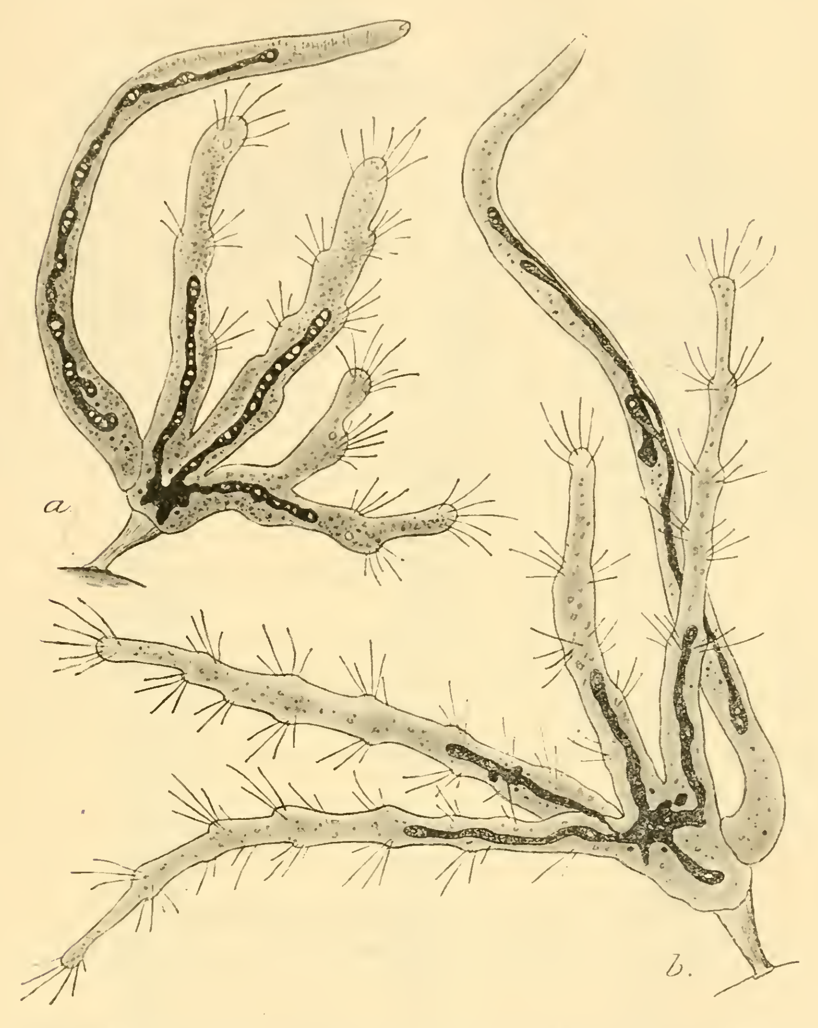


FIG. C. *Dendrosomides paguri* COLLIN (× 300) ; *a* et *b*, deux exemplaires anormaux pourvus chacun d'un vermiforme ; en *a*, la branche de droite émet un rameau supplémentaire, mais sans diverticule du macronucléus ; en *b*, il y a 4 branches égales, pareillement nuclées (prép. totales au carmin boracique).

corps (en y comprenant les bras) 200 à 300 μ ; largeur des bras 30 μ. Dimensions des plus grands vermiformes 350 × 25 μ.

Je n'ai jamais rencontré cette espèce ailleurs que sur les deux hôtes cités dans ma notice préliminaire (1906) : *Eupagurus excavatus* HERBST

et *Eupagurus cuanensis* THOMPSON ; elle habite presque exclusivement (et souvent en abondance) sur les longs poils portés par les appendices thoraciques.

Genre VIII. **RHABDOPHRYA** Chatton et Collin (**1910**)

Corps porté sur un court pédicule, comme dans le genre précédent, mais simplement allongé en « *baguette* » (ainsi que le nom même l'indique), et pourvu d'un noyau ovoïde auquel est accolé un micronucléus unique. La section transversale est souvent elliptique (d'où une tendance légère à la symétrie biradiée) ; deux à trois vacuoles ; tentacules dispersés sur la hauteur entière du corps. Mode de reproduction inconnu, mais présence très constante de trois sortes d'individus : *a*) les *tentaculés* qui viennent d'être décrits ; *b*) les grands exemplaires *vermiformes* ; *c*) les individus *unciformes* (vermiformes de type réduit, à pédoncule rudimentaire et corps trapu, très incurvé).

1) **Rhabdophrya trimorpha** Chatton et Collin (**1910**)

Je reproduis pour cette espèce, qui est encore l'unique du genre, un dessin montrant bien les trois aspects sous lesquels elle se présente (fig. CI *a*, *b*, *d*), ainsi qu'un phénomène qui est peut-être un bourgeonnement (fig. CI *c*). Je renvoie pour le reste aux descriptions données par mon ami CHATTON et moi (**1910**).

Famille IV. **Dendrocometidæ**

Dendrocometidea, STEIN (**1867**).
Dendrocometina, BÜTSCHLI (**1889**), SAND (**1901**).

Ce petit groupe, créé pour deux formes d'eau douce aberrantes, se relie fort étroitement aux TRICHOPHRYDÆ, à la fois par le mode de fixation, sans style ni loge, au moyen d'une large surface basale adhérente, et par la forme du corps dont la face supérieure est munie d'expansions régulières portant les tentacules. Mais ici les prolongements sont des *organes spécialisés* qu'on a nommé des « *bras* » et qui sont fort bien limités par rapport à la partie basale massive, ellipsoïde ou globuleuse. Des

suçoirs fort courts les terminent, sortes de pointes coniques et qui sont par leur forme même aisément rétractiles.



FIG. CI. *Rhabdophrya trimorpha* CHATTON et COLLIN (× 970) ; *a*, individu vermiforme ; *b*, individu tentaculé ; *c*, autre exemplaire portant une expansion latérale (bourgeon ?) ; *d*, individu unciforme. — D'après CHATTON et COLLIN (**1910**).

La reproduction a lieu par embryon interne en forme de lentille, mais de lentille *elliptique* comme chez *Dendrosoma*. (Cette différenciation s'accentuera encore dans la famille suivante.)

Genre I. **DENDROCOMETES** Stein (1851)

Caractérisé par des bras ramifiés où chacun des rameaux se termine par un suçoir.

1) **Dendrocometes paradoxus** Stein (1851-1854)

« Stade Acinète de *Spirochona gemmipara*, STEIN (*ibid.*) (1).

Genre II. **STYLOCOMETES** Stein (1867)

Caractérisé par des bras non rameux dont chacun est terminé par un suçoir unique.

1) **Stylocometes digitatus** Stein (1867)

« Gefingerte Acinete ». STEIN (1854).
« Stade Acinète *d'Ophrydium versatile* » STEIN (1854).
Acineta digitata, STEIN (1859).
Trichophrya digitata, CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-61).
Trichophrya ophrydii, CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-61).
Digitophrya, FRAIPONT (1877-78).
Pericometes digitatus, SCHNEIDER (1887).
Asellicola digitata, PLATE (1888).

Famille V. **Ophryodendridæ**

Ophryodendrea, STEIN (1867).
Ophryodendrina, BÜTSCHLI (1889), SAND (1901).

Cette famille qui ne comprend qu'un genre unique, le genre *Ophryodendron*, est alliée comme la précédente aux TRICHOPHRYIDÆ, et en dérive comme elle par spécialisation des prolongements du corps portant les tentacules. Cette spécialisation a lieu dans une toute autre direction : au lieu de « *bras* » rigides, à peu près immobiles (leurs déplacements, quand ils ont lieu, exigent quelquefois des heures) il se produit ici (au moins chez les formes supérieures, les plus hautement différenciées) une ou plusieurs « *trompes* » flexibles, extensiles et rétractiles avec une grande rapidité et portant de nombreux suçoirs, quelquefois plus d'un cent. Corps sessile ou pédonculé (parfois dans une même espèce).

(1) L'une des figures de STEIN (1851, fig. 17, pl. XVIII) ainsi qu'une figure de WRZESNIOWSKY (1877) reproduite par Saville KENT (1880-82, Pl. XLVIII, fig. 12) comme représentant l'embryon de *D. paradoxus*, est relative bien certainement, non à cet Acinète, mais à *Spirochona gemmipara* qui vit sur le même hôte. On s'explique mal cette confusion, car, en réalité, les deux larves sont des plus différentes (HERWIG, PLATE, etc.)

La multiplication s'opère par embryons multiples, tous produits par division d'un embryon primaire unique. La forme de ces larves est celle d'une lentille elliptique plan-convexe, avec la face ventrale entièrement garnie de cils. Elles ne sont connues encore que dans trois espèces seulement, mais leur existence générale apparaît très probable. Sur la question des *vermiformes* qui sont presque toujours produits par bourgeonnement externe ou parfois demi-interne, et qui constitueraient, chez certaines espèces du moins, des exemplaires dimorphes, voir chap. IV (p. 195).

Un seul genre est décrit jusqu'ici ;

Genre I. **OPHRYODENDRON** Claparède et Lachmann (1858-61)

On peut partager ce genre en deux sections fort naturelles, mettant dans la première les formes primitives chez lesquelles les prolongements de la face apicale se réduisent à de simples lobes fort peu différenciés (c'est ce que l'on pourrait appeler les *Pro-Ophryodendron*) et dans la deuxième (celle des *Eu-Ophryodendron*) toutes les espèces pourvues d'une trompe vraiment typique, *quelquefois de plusieurs* (ces dernières formes faisant transition avec le premier groupe).

Section I. (*Pro-Ophryodendron*)

1) **Ophryodendron trinacrium** (Gruber)

Acineta trinacria, Gruber (1884).
Stylostoma forrestii, Milne (1886).
Ophryodendron trinacrium (Gruber), Bütschli (1889), Sand (1901).

J'ai décrit pour cette espèce (voir fig. iv, p. 30) le curieux appareil fibrillaire de soutien (myonèmes ?) dont la présence était restée jusqu'ici tout à fait insoupçonnée, et qui jette un jour nouveau sur les relations phylogéniques possibles entre les Acinètes et les Vorticellides (chap. XI, p. 320). Pour la structure fine du noyau, et la présence constante des micronucléi, voir fig. iv (p. 30) et chap. II (p. 34). Cette espèce n'est connue jusqu'ici que sur un hôte bien défini : *Idya furcata* (Baird) (= *Tisbe furcata* Claus) et l'indication de Milne (1886) sur « *Cyclops* sp. », bien que reproduite par Sand (1901, p. 203) me paraît reposer sur une détermination douteuse.

2) **Ophryodendron conicum** Schröder (1907)

Connu seulement d'après huit exemplaires, fixés sur un Copépode provenant de la station du « *Gauss* » (Expédition sud-polaire allemande). Cinq à six bras chez les adultes ; vermiformes non observés.

SECTION II. (*Eu-Ophryodendron*)

Tandis que dans les deux espèces du sous-genre précédent les suçoirs étaient toujours très nettement *capités*, comme dans le groupe originel (les DENDROSOMIDÆ), ils sont ici terminés par une pointe obtuse ou coupés carrément, sans montrer aucune trace de bouton terminal. C'est sans doute pourquoi ROBIN (1878), ne connaissant pas encore leur mode de fonctionnement, les dénommait des « palpocils » et refusait de les assimiler aux tentacules suceurs des autres Acinètes. Les scrupuleuses observations de MARTIN (1909 *c*) ont réduit à néant toutes ces difficultés (voir chap. VII, p. 259).

1) **Ophryodendron variabile** Grüber (1884)

Corps de forme irrégulière, à mouvement amœboïde, portant une ou deux trompes. Le long prolongement cylindrique dessiné par GRUBER (fig. 69 *a*, 1884) était probablement un *bourgeon vermiforme*. Quant aux nombreux petits « organes en ancre » dont chacun est implanté sur une hernie protoplasmique, l'auteur les interprète comme des organes de fixation sur un hôte inconnu (Hydraire ou Crustacé ?) et les compare aux stylets chitineux des autres *Ophryodendron*, stylets qui seraient ici multiples. Malgré l'étrangeté très réelle de cette notion au point de vue morphologique, il semble bien pourtant que ce soit jusqu'ici la seule hypothèse admissible. Décrire simplement ces organes comme des « *tentacules capités* » (voir SAND, 1901, p. 202) est une idée peu soutenable, qui d'ailleurs se relie avec une autre erreur commise également pour le pédicule d' « *Ophryodendron belgicum* » (= *abietinum*) par l'auteur belge (1901, p. 206).

2) **Ophryodendron multicapitatum** Kent (1880-82)

Tout d'abord observée par KENT, puis par SAND (1895, 1899 ; 1901, p. 204) cette espèce a été retrouvée récemment à Plymouth (MARTIN 1909 *c*, p. 636) et l'indication d'hôte a été précisée : c'est un Crustacé

isopode du genre *Idothea*. A part la présence de trompes multiples (de une à quatre) et celle d'un pédoncule chez les exemplaires jeunes (non pas chez les adultes), rien de particulièrement saillant dans sa morphologie.

3) Ophryodendron porcellanum Kent (1880-82)

J'ai trouvé ce bel Acinète (qui n'avait pas été revu depuis sa découverte) sur le même hôte que Kent, c'est-à-dire sur les poils des pattes



Fig. cii. *Ophryodendron porcellanum* S. Kent ; *a* et *b*, deux exemplaires (profil et face), fixés sur un poil penne de *Porcellana platycheles* et montrant un macronucléus segmenté et rameux, ainsi que des micronucléi multiples, constamment fusiformes (prép. totale au carmin boracique, × 500).

d'un petit crabe velu : *Porcellana platycheles*, que l'on récolte en abondance sous les pierres à marée basse, tout le long de la côte bretonne, et particulièrement en face du laboratoire de Roscoff. On ne trouve guère plus d'un ou deux exemplaires pour une demi-douzaine de Porcellanes,

dans les meilleures stations ; l'animalcule est donc d'une rareté relative.

Le corps est toujours sessile et fixé par une large base aplatie ; l'insertion de la trompe est nettement excentrique (fig. CII *a* et *b*). J'ai montré sur ces dessins, en même temps que les caractères extérieurs qui différencient cette espèce, son macronucléus rameux, quelquefois presque « segmenté » (avec longs connectifs) et ses nombreux micronucléi fusiformes, qui sont parmi les plus faciles à mettre en évidence. Vermiformes très longs, comme sur les figures de KENT.

4) **Ophryodendron abietinum** Claparède et Lachmann (**1858-61**)
(*non* Wright (**1861**), *nec* Robin (**1879**).
Ophryodendron belgicum, FRAIPONT (**1878-79**), SAND (**1901**)

L'identité de *O. belgicum* avec *O. abietinum*, déjà affirmée comme probable par BÜTSCHLI (**1889**), est à nouveau proclamée par MARTIN (**1909**) pour des raisons très convaincantes. *O. belgicum* pourrait à peine être considéré comme une race plus réduite, à développement moins florissant.

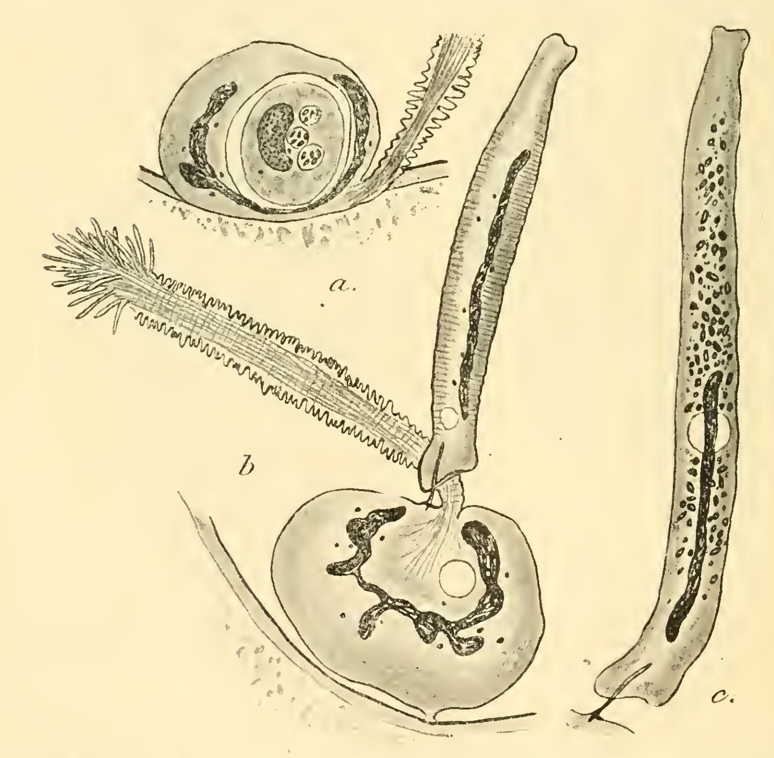


FIG. CIII. *Ophryodendron sertulariæ* (WRIGHT) ; *a*, exemplaire avec masse embryonnaire primitive (encore indivisée), contenant 3 vésicules avec nématocystes ; *b*, autre exemplaire pourvu d'un individu vermiforme déjà pédonculé ; trompe complète ; *c*, vermiforme plus développé (fixé isolément) avec nombreux nématocystes. — Prép. totales au carmin boracique (× 500).

5) **Ophryodendron sertulariæ** (Wright)

Corethria sertulariae, Wright (1858-59)
Ophryodendron abietinum, Wright (1861), Robin (1879) *non* Cl. *et* L.

Malgré l'erreur de nomenclature commise à son sujet par Wright et par Robin, et malgré les réflexions de Bütschli (1889, p. 1877), tendant à la confondre avec la précédente espèce (ainsi que *O. porcellanum* et *O. variabile*), *O. sertulariae* constitue bien une forme essentiellement indépendante, distincte par son corps aplati et non pyramidal, fixé par une base subitement rétrécie. Pas plus que *O. abietinum*, elle ne possède jamais de pédicule proprement dit. Martin (1909 *c*) a admis également son entière autonomie.

Je l'ai trouvée en abondance à Roscoff, sur *Sertularia pumila* Linné, provenant des roches Duon (voir fig. CIII, *a*, *b*, *c*).

6) **Ophryodendron annulatorum** De Saint-Joseph (1886)

Cette espèce intéressante dont il n'est fait mention ni dans Bütschli,



Fig. CIV. *Ophryodendron annulatorum* De Saint-Joseph ; *a*, proboscidien avec jeune bourgeon vermiforme *b*, stade similaire (ou un peu antérieur ?) sur un proboscidien à trompe invaginée, non visible ; *c*, proboscidien avec vermiforme mûr, prêt à se détacher ; *d*, proboscidien sans vermiforme ; *e*, proboscidien et vermiforme fixés et colorés (vert de méthyle-glycérine), × 450.

ni dans SAND (**1901**), a été rencontrée par le baron de SAINT-JOSEPH sur des Annélides polychètes du littoral de la Manche (Dinard) appartenant à des tribus variées : *Pterosyllis spectabilis* JOHNSTON, *Terebella nebulosa* MONTAGU, *Antolytus ehbiensis* DE SAINT-JOSEPH, *Oxydromus propinquus* (MAR. et B.) et *Staurocephalus pallidus* LANGERHANS. L'auteur décrit d'une manière précise (**1886**, p. 190) proboscidiens et vermiformes, en indiquant leurs dimensions. J'en ai représenté les aspects principaux (fig. CIV *a* à *e*) d'après les exemplaires rencontrés par moi à Roscoff sur les appendices céphaliques de divers Térébelliens.

7) **Ophryodendron pedicellatum** Hincks (**1873**)

O. pedunculatum, von KOCK (**1876**).

Cette espèce qui vit sur les Plumulaires et que je n'ai jamais rencontrée à Cette ou à Roscoff, malgré des recherches réitérées, est celle qui, pour la première fois, laissa voir tous les stades de la genèse du vermiforme par bourgeonnement externe. Mais von KOCH rejeta cette hypothèse (qui était la solution vraie), pour adopter celle moins probable d'une union sexuelle avec fusion totale. Au lieu d'un stylet rigide et implanté dans le corps protoplasmique, comme chez *O. sertulariae* et *O. abietinum*, les vermiformes de cette espèce possèdent un pédoncule flexueux de tous points comparable à celui des proboscidiens.

8) **Ophryodendron reversum** Collin (**1909** *c*)

(Voir fig. LV, p. 191).

Se relie très étroitement avec *O. pedicellatum* par la présence d'un style cylindrique flexueux, à la fois chez les individus tentaculés et chez les vermiformes. Le corps est ovoïde ou en poire allongée, fixé par sa plus mince extrémité, souvent tronqué supérieurement (fig. LV *f*, *g*) comme chez *O. abietinum*. Noyau sphérique ou ovalaire (il y en a quelquefois deux : fig. LV *d*) ; micronucléus inconnu. Cytoplasme très granuleux, à nombreuses inclusions sphérulaires renfermant des particules réfringentes (comparer fig. XXII *d* et fig. LV *e*). Trompe ordinairement rétractée, totalement invisible chez la plupart des individus, apparaissant chez d'autres en position très latérale (tournée vers la base du corps, comme l'indique le nom d'espèce). Les prolongements internes des suçoirs pénètrent profondément, jusqu'aux environs du noyau.

Reproduction par individus vermiformes (de un à trois sur un même proboscidien) toujours situés sur la face apicale. Sur la signification du

mode de bourgeonnement, qui est demi-interne, ou complètement externe, ou interne selon les exemplaires (fig. LV *g*, *h*, *i*) voir chap. IV, p. 192. Une ou deux vacuoles contractiles, mieux visibles sur les vermiformes que sur les Proboscidiens (fig. LV *a*, *b*, *c*, *g*). Il est probable qu'il existe aussi des embryons, comme chez *O. pedicellatum*, et d'eux proviendraient sans doute les très petits individus sessiles de la figure LV *a*.

Sur l'abdomen et la furca de Copépodes harpacticides (*Ameira sp.*), en compagnie d'*Acineta truncata* et d'*Acinetopsis campanuliformis* ; canaux et port de Cette.

Famille VI. Podophryidæ

Podophryina, BÜTSCHLI (1889) et SAND (1901), *pro parte*.

De la famille des *Podophryidæ*, telle que la comprenait SAND, j'ai d'une part retranché le genre *Endosphæra*, duquel je crois avoir prouvé qu'il doit prendre place ailleurs (cf plus haut, p. 253); et j'ai d'autre part ajouté à ce même groupement mon nouveau genre *Paracineta*, ainsi que les deux genres anciens *Metacineta* et *Urnula*, placés jusqu'ici l'un et l'autre dans des familles à part (*Metacinetina* BÜTSCHLI, 1889, et *Urnulina* (FRAIPONT) BÜTSCHLI 1889).

L'ensemble ainsi formé se caractérise avant tout par le fait du *bourgeonnement externe*, qui simule quelquefois une « division transverse » égale ou subégale, quand le volume de l'embryon se trouve être considérable par rapport au volume du parent. Les larves ciliées sont de formes assez diverses selon les genres, mais toujours très évoluées, et en tout cas très éloignées de ce que l'on peut considérer comme le type primitif ; quelques-unes parmi elles pourtant sont restées monaxones (genre *Paracineta*). Le développement des tentacules est souvent fort précoce.

Dans le genre I (*Podophrya*), il n'y a ni loge, ni coque, mais un style fort inconstant, peu développé quand il existe ; jamais de style, ni d'enveloppe dans le genre II (*Sphærophrya*). Le genre III (*Paracineta*) possède une « loge » pédonculée et les genres IV et V ont une « coque » sans pédoncule (*Metacineta*, *Urnula*). Les tentacules sont dispersés dans les genres I à III ; fasciculés dans le genre IV ; enfin très peu nombreux (un à trois) et de forme spéciale dans le Ve et dernier genre. Ce sont là de menus détails, caractères au plus génériques et dont les autres groupes nous ont déjà montré l'extrême diversité.

Genre I. **PODOPHRYA** (Ehrenberg 1838) emend. Bütschli

Corps ordinairement subsphérique, avec tentacules irradiés sur sa surface entière; style grêle et toujours creux, formé par la gaine seule, sans faisceau squelettique et rarement présent à la fois chez tous les exemplaires d'une culture : dans la plupart des cas, beaucoup d'individus sont libres. La reproduction a lieu par embryons presque aussi grands que l'organisme maternel restant (ils en prennent à peu près la moitié) et de forme très aplatie suivant leur axe dorsi-ventral (c'est-à-dire dans le plan des couronnes vibratiles, lequel est comme partout *vertical* avant la libération). Comme ils sont en même temps allongés en ovoïde ou en parallélipipède rectangle et progressent avec une extrémité antérieure définie, ils sont souvent *bilatéraux* (chap. IV, p. 149).

1) **Podophrya fixa** (O. F. Müller)

Trichoda fixa, O. F. Müller (1786).
Podophrya fixa (Müller), Ehrenberg (1838), Stein (1854, *pro parte*) (1), Cienkowsky (1855 *a* et *b*), Maupas (1883, *non* 1876) ; *nec* Dangeard (1890) ; Sand (1901, *pro parte*).
Actinophrys sol (Ehrg.), Stein (1854, *pro parte*), *non* Ehrenberg.
Actinophrys pedicellata, Dujardin (1841).
Actinophrys difformis, Perty (1852).
Orcula trochus (= kyste), Weisse (1847).

J'ai pu me rendre compte, par ma propre expérience, de l'extrême difficulté qu'il y a à bien distinguer cette espèce par rapport à quelques autres du même genre, et en particulier à *Podophrya libera*.

On s'accorde à considérer comme forme typique celle à corps sphéroïde non déformable, généralement pédonculé, et à tentacules courts (« *ne dépassant pas en longueur le diamètre du corps* » : Sand, 1901, p. 223). Or, je l'avais déjà plusieurs fois rencontrée dans des macérations diverses faites de plantes aquatiques, et observé sa division (fig. LXVII *a*, *b*, *c*), quand, en septembre 1909, je trouvai en nombre immense, dans un cristallisoir où pourrissaient des Callitriches, une forme toute différente. Son aspect ressemblait à tel point à celui décrit par Maupas (1876, p. 403 et fig. 1, pl. XVII) pour sa « *Podophrya fixa*, var. *algiriensis* » (= *P. libera* Perty) que je crus aussitôt reconnaître cette espèce avec une entière certitude. Les plus longs tentacules atteignaient environ *trois fois la*

(1) Stein (1854) confondit en partie avec la *Podophrya fixa* de Müller et d'Ehrenberg, les stades « podophryoïdes » et « sphœrophryoïdes » d'un Acinète tout différent à embryon interne : *Tokophrya infusionum* (Stein). Il rectifia lui-même, dans la suite, cette erreur (1859), mais elle fut rééditée par Dangeard (1890), par Sand (1901) qui attribue à la *Podophrya fixa* (d'après Stein !) des « embryons internes » (p. 224).

largeur de l'animal ; beaucoup étaient flexueux, voire même ondulés en spirale (y compris le tube interne) pendant la rétraction. Leurs mouvements étaient bien plus rapides et leur nombre beaucoup plus grand que dans la forme type ; les exemplaires sans pédoncule dominaient très sensiblement (environ 90 %) ; bref, tous les caractères que l'on donne d'ordinaire pour *Podophrya libera.*

Dans l'espoir de l'étudier, je pris très soigneusement à l'aide d'une fine pipette un grand nombre d'individus choisis (presque tous sans pédoncule) et je les isolai avec une nourriture également contrôlée de *Stylonychia histrio* prélevés en culture pure. Les uns furent mis en verre de montre où ils donnèrent naissance à des élevages très florissants, mais la plupart furent conservés un par un, en goutte pendante, sur autant de lamelles renversées, mises sur cellule, en chambre humide et suivies de fort près.

En peu de jours, les tentacules se raccourcirent de beaucoup, ne dépassant plus que rarement le diamètre du corps, surtout chez les exemplaires souffrants ou encore trop bien nourris ; mais, par la faim, ils s'étendaient de nouveau aussi loin que sur les exemplaires d'origine, retrouvant leur longueur première. Quand j'observai et suivis sous le microscope le phénomène de division, la morphologie des larves se trouva être à très peu de chose près ce que je connaissais déjà chez la *Podophrya fixa* (fig. XL p. 156 et chap. IV, p. 149) mais nullement conforme à ce que décrit et figure si bien MAUPAS (1876) pour *Podophrya libera.*

Un peu plus tard, j'obtins les kystes, également sur des exemplaires isolés en cellule (donc avec toutes les chances d'absolue certitude) ; et ces kystes n'étaient pas ceux de *Podophrya libera*, mais ceux de *Podophrya fixa*, absolument typiques ! J'avais donc eu affaire d'une manière exclusive (et ce, malgré l'aspect des stades végétatifs) à la dernière espèce, sous une forme un peu différente de son facies habituel, mais n'ayant même pas la valeur d'une simple *variété.* Nous en devons conclure que, dans certains cas au moins, la détermination précise d'individus tentaculés du genre *Podophrya* peut être chose impossible, si l'on ne possède pas en même temps les stades de reproduction et les stades de repos, d'origine non douteuse.

C'est sur les kystes provenant de cette même série d'essais que j'observai aussi le curieux phénomène de la *reproduction intra-kystique* et la sortie du contenu (chap. VI, p. 250 à 251 et fig. 13 et 14, pl. I). Sur la structure du kyste lui-même, voir ces figures et chap. VI (p. 242).

2) **Podophrya libera** Perty (1852)

Podophrya fixa, var. *algiriensis* Maupas (1876).

Malgré sa ressemblance très grande avec la précédente, cette espèce me paraît bien caractérisée à la fois par son kyste et par son embryon ; elle a du reste été revue récemment au Chili (Izquierdo, 1906).

3) **Podophrya Maupasii** Bütschli (1889)

(Voir fig. LXVIII *a* et *b*, p. 245)
Podophrya fixa (*typica*), Maupas (1876).
Podophrya sp. nov., Maupas (1881).
Podophrya ou *Sphærophrya sp.*, Florentin (1899).

Je connais cette espèce pour l'avoir rencontrée avec le même facies que décrit Florentin, et également en eau assez fortement saumâtre, au marais des Ongloux, entre Cette et Agde. A la surface du corps, et perforé par les suçoirs, est un mince limbe gélatineux qui m'a paru constant sur tous les exemplaires que j'ai vus. J'ai trouvé au même endroit deux autres *Podophrya* qui possèdent un kyste lisse, comme *P. Maupasii*, et qui sont des espèces probablement nouvelles ; je ne pourrai les décrire que quand je les connaîtrai mieux ; des cultures sont indispensables.

4) **Podophrya brevipoda** Sand (1899-1901)

Espèce peut-être encore insuffisamment caractérisée pour un genre aussi complexe.

5) **Podophrya Sandi** Collin (1911)

Podophrya gelatinosa (Buck.), Sand (1896, 99 et 1901). (*non Acineta gelatinosa*, Buck, (1884) !
Podophrya sp., Maupas (1881, p. 305 et fig. V, Pl. XIX).
Podophrya sp., Simmons (1889) ?
Podophrya sp., Cocks (1880) ?

Sous ce nom provisoire, j'ai désigné une *Podophrya* d'eau douce, apparemment des plus communes et beaucoup étudiée par Sand (1896, 1899 et 1901) à qui je la dédie en souvenir de ses travaux. L'auteur la rapportait (et manifestement à tort), à l'Acinète si bien suivi par Buck (1884), espèce dont les transformations rappellent sans doute beaucoup celles observées par Sand, mais qui n'en est pas moins identique (voir plus haut, p. 331) avec *Tokophrya infusionum* (Stein).

Podophrya Sandi serait, si nous en croyons Sand, tout aussi multiforme que *T. infusionum*, car l'auteur belge distingue :

a) Comme « stade *Sphærophrya* », une forme astyle flottante, à corps sphérique et tentacules exactement radiaires ;

b) Comme « stade *Trichophrya* », une forme astyle fixée, à corps piriforme ou sphéroïdal et tentacules fasciculés (deux à trois faisceaux, rarement quatre).

c) Comme « stade *Podophrya* », une forme pédonculée, à corps sphérique « *rendu légèrement piriforme par la présence d'un petit cône au sommet duquel le pédoncule s'insère ;* » tentacules très nombreux, radiaires ou bien fasciculés (de un à trois faisceaux).

Il est pour le moins fort curieux que ces trois stades, avec toutes les variations dont ils sont susceptibles, correspondent si exactement aux stades que j'ai moi-même décrits, après Stein et après Buck, pour *T. infusionum*. Les figures que donne Sand sont d'ailleurs indistinguables des figures de ces deux auteurs, ainsi que des miennes propres. Le seul criterium réel est dans le mode de reproduction : *Tokophrya infusionum* se multiplie exclusivement par embryon interne à corps ovoïde monaxone (Stein, Buck, Dangeard et moi-même : voir fig. xxxii, p. 138). Au contraire, *Podophrya Sandi* se reproduit « par fissiparité transverse égale (lisez : bourgeonnement externe) au stade *Podophrya ;* le bourgeon est tentaculé, non cilié ». L'auteur ajoute cependant qu'au stade *Podophrya* l'animal peut « *quitter son pédoncule et s'entourer de couronnes équatoriales de cils*, les deux faces convexes portant des tentacules de longueur normale ». Or, c'est bien là, à mon avis, le fait indubitable de la *transformation totale en embryon*, lequel est, pour cette fois, un embryon cilié.

Le « stade embryonnaire » décrit par Buck (c'est-à-dire l'embryon interne) est déclaré « *inexistant* », ce qui prouverait assez (si toutefois les observations sont complètes) que Sand a eu affaire à une *Podophrya* très authentique et non à *T. infusionum*, malgré la similitude complète des aspects végétatifs (1).

Bien que *Podophrya Sandi* soit, d'après Sand lui-même, l'espèce la plus commune parmi les Acinètes d'eau douce, je l'ai cherchée longtemps

(1) Les résultats de Sand sont donnés comme obtenus tout entiers en *culture pure*, pour cette espèce au moins qui semble être à peu près la seule dont il ait tenté l'élevage *in vitro*. Mais la méthode qu'il indique (isolément simultané de *plusieurs* individus, avec des Paramécies qui se multiplieront pour leur servir de nourriture ; 1901, p. 167-168) n'est nullement à l'abri de reproches assez graves pour le cas particulier dont il s'agit ici : parmi les progéniteurs multiples qui sont censés représenter *Podophrya Sandi* ne se trouvait-il pas quelques stades « sphoerophryoïdes » ou « podophryoïdes » de *T. infusionum*, actuellement indiscernables d'avec la précédente espèce ? Du reste, la culture en *grand flacon*, telle que la pratiquait Sand et sans renouvellement d'aliment, ne saurait par nature se prêter à un contrôle exact ; la preuve doit-être faite par des méthodes plus rigoureuses.

en vain. La plupart des macérations d'herbages, même celles de cresson conseillées par l'auteur belge, ne me donnaient jamais que la *Podophrya fixa* (question de chance, sans aucun doute !) Je crois avoir enfin découvert récemment (dans un bocal plein de *Lemna* que j'avais demandé à Roscoff, en même temps que des *Asellus* porteurs de *Stylocometes*) un type qui correspond dans une certaine mesure au signalement donné. Je n'ai pu, faute de temps, en faire une étude détaillée, ni le mettre en culture pour en suivre les variations d'une manière plus précise ;

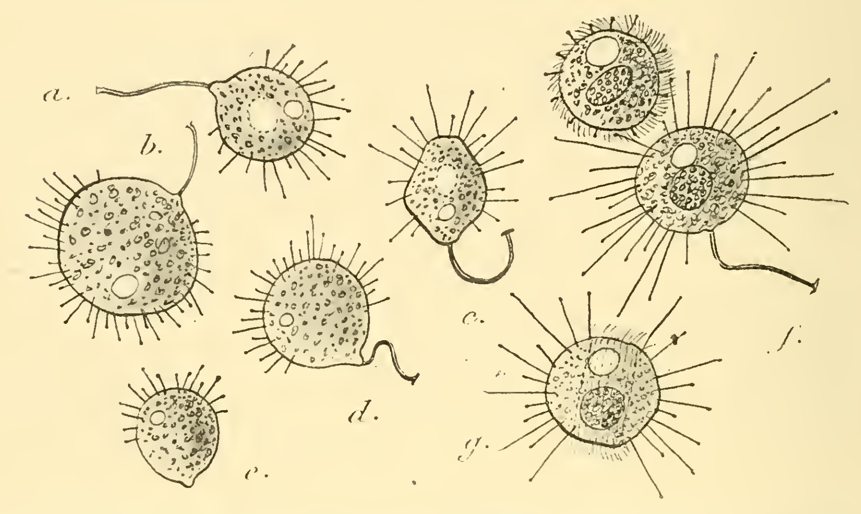


FIG. CV. *Podophrya Sandi* n. sp., × 400 (*viv.*) ; *a*, *b*, *c*, *d*, exemplaires de formes diverses ; *e*, individu astyle ; *f*, individu en reproduction libérant un embryon cilié tentaculé ; *g*, embryon nageant, et, avec ceinture équatoriale à nombreux rangs de cils.

je me bornerai donc à quelques brèves indications complétant les faits connus.

Le pédicule est mince et cylindrique, rarement « rectiligne » comme le dit SAND, mais au contraire très souvent flexueux ou complètement recourbé (fig. CV *a* à *d*). On remarque assez souvent (mais pas toujours, je crois), à la face inférieure du corps, le petit « *cône d'insertion du style* », caractéristique de l'espèce ; on le rencontre même parfois chez les individus astyles (fig. CV *e*), probablement chez ceux-là seuls qui sont récemment libérés. En observant la division, je vis aussi des stades mobiles sphœrophryoïdes, avec deux pôles tentaculés et une large ceinture vibratile équatoriale d'au moins sept à huit rangs de cils (fig. CV *f*, *g*), donc répondant de la manière la plus parfaite aux stades mobiles décrits et figurés par SAND (1901, p. 225 et fig. 8 à 13, pl. X et 9, pl. XXIII).

L'un d'entre eux (fig. CV *f*) m'aparu venir à peine de se détacher de l'individu à pédoncule coudé, dessiné au-dessous ; il se présente en vue polaire. Il serait fort intéressant de reprendre à nouveau l'étude de cette espèce et je compte le faire très prochainement.

Genre II. SPHÆROPHRYA Claparède et Lachmann (1858-61)

Faiblement caractérisé par rapport au précédent par l'absence de pédoncule, ce genre comprend un nombre d'espèces décrites assez considérable, mais peu de formes bien définies et suffisamment certaines. Les unes vivent librement, d'autres sont parasites ; je finirai par ces dernières.

1re Section. (*formes libres*)

1) Sphærophrya magna Maupas (1881)

Sphœrophrya pusilla (Cl. et L.), Sand (1901), *pro parte.*

Cette espèce sera, je crois, toujours reconnaissable par la forme de son embryon *qui n'est cilié qu'antérieurement ;* mais la figure qu'en a donné Maupas (peut-être d'après un exemplaire légèrement altéré ?) ne permet pas encore de décrire le détail de sa morphologie. Je ne crois nullement avec Sand (1901, p. 228) pouvoir l'identifier avec *S. pusilla*, du moins avec la forme type découverte par Claparède.

2) Sphærophrya parva Greeff (1888)

Un seul exemplaire rencontré dans les mousses, à Marburg, par Greeff ; taille 90 μ.

Mériterait fort peu le nom qui lui a été donné, car c'est probablement la plus volumineuse espèce du genre qui ait été décrite, à une exception près ; tandis que *S.* « *magna* » ne dépasserait pas 50 μ.

3) Sphærophrya hydrostatica Engelmann (1878 *a*)

Plusieurs vacuoles contractiles ; 1 vacuole à gaz. Diamètre 84 μ.

4) Sphærophrya soliformis Lauterborn (1908)

(*Sphœrophrya sol*, Lauterborn (1901), *non* Mecznikow (1864).

Diamètre 100 μ. Tentacules fort nombreux, atteignant seulement le tiers ou le quart du diamètre du corps. Noyau ellipsoïdal.

5) **Sphærophrya ovata** (Weisse)

Actinophrys ovata, Weisse (1847).
Sphærophrya ovata (Weisse), Lachmann (1859 *c*).

6) **Sphærophrya massiliensis** Gourret et Rœser (1886)

Espèce séparée par Bütschli (1889, p. 1926) du genre *Sphærophrya*, à cause du soulèvement local de la pellicule sur l'unique exemplaire observé. Sand lui maintient sa place première, à titre provisoire ; j'imiterai son exemple.

7) **Sphærophrya pusilla** Claparède et Lachmann (1858-60)

Cette espèce, encore incertaine, devrait former le type du genre, comme la plus anciennement nommée ; j'ai cru la reconnaître dans deux exemplaires rencontrés l'un dans l'eau presque douce, l'autre dans un fossé fortement saumâtre du marais de Frontignan près Cette. Elle se distingue à sa petite taille (12 à 15 μ) et à ses tentacules très courts ; embryon inconnu.

2e Section. (*formes parasites*)

1) **Sphærophrya sol** Mecznikow (1864)

Sphærophrya paramæciorum, Maupas (1881).
Sphærophrya urostylae, Maupas (1881).
Sphærophrya stylonychiae, S. Kent (1880-82).
Embryons de Ciliés des anciens auteurs (sauf dans *Stentor*).

Comme l'ont fait Bütschli et Sand, j'ai cru devoir réunir en une espèce unique les *Sphærophrya* parasites des Ciliés autres que les *Stentor*, ne pouvant établir sur ce que nous savons actuellement de leur morphologie respective, des caractères différentiels solides ; à l'avenir de montrer s'il existe oui ou non une spécificité d'hôtes plus ou moins rigoureuse. Mais sur l'identification possible de ces formes avec la *Sph. pusilla* de Claparède et Lachmann, mon opinion diffère : le nom créé par ces derniers auteurs l'a été pour une forme libre qu'ils ont vu s'attacher extérieurement aux Oxytriches, mais non pas pénétrer à leur intérieur. Les deux figures qu'ils en donnent diffèrent notablement de celles fournies par les auteurs qui se sont occupés des formes parasites ; jusqu'à preuve expérimentale de leur identité, il y aurait imprudence à ne point les distinguer dans la nomenclature.

A la liste des Infusoires hôtes, telle qu'elle se trouve dans Sand (1901, p. 229) j'ajouterai seulement : *Bursaria truncatella ;* car les Parasites

observés dans ce dernier Cilié par EBERHARD (1868) puis par PROWAZEK (1899), non par STEIN (1867), sont bien des *Sphærophrya* et non des *Endosphæra* (voir plus haut, p. 364).

2) Sphærophrya stentoris Maupas (1881)

« *Sphærophrya stentorea* Maupas », SAND (1901), par lapsus (1).
Embryons de *Stentor* (ECKARD 1846, STEIN 1867).

Cette espèce se reconnaît à la morphologie très spéciale de son embryon, produit selon le mode du bourgeonnement demi-interne (chap. IV, p. 148 et p. 157).

Genre III. PARACINETA Collin (1911)

Acineta (1er groupe), BÜTSCHLI (1889) et SAND (1901), *pro parte*.
Tokophrya (1er groupe), BÜTSCHLI (1889) et SAND (1901), *pro parte*.

A l'exclusion d'une seule espèce qui représente le point de départ de cette série et s'était manifestement égarée parmi les *Podophrya* (*P. limbata* Maupas 1881), toutes les espèces du nouveau genre sont tirées de l'ancien genre *Acineta* des auteurs, dont elles formaient le premier groupe.

Les caractères qui les distinguent, et qui expriment en même temps leurs affinités véritables de la manière la plus précise, sont : d'une part leur *symétrie très régulièrement monaxone*, avec tentacules radiaires (au moins à l'origine), jamais fasciculés ; d'autre part et surtout leur mode de reproduction par *bourgeonnement externe*, à une seule exception près : *Paracineta limbata* (2).

D'autres espèces fournissent toute la série des transitions, sous la forme intéressante de *bourgeonnement demi-externe*, semblable à celui rencontré déjà chez *Sphærophrya stentoris* (voir plus haut, p. 157).

Les deux seules larves bien connues (celles de *P. limbata* et de *P. patula*) sont à symétrie monaxone, très allongées dans le sens de l'axe dorsiventral, avec nombreux rangs de cils transverses les couvrant presque de haut en bas, au lieu d'être étirées dans le sens transversal,

(1) MAUPAS (1881, p. 304) nomme l'espèce « *S. stentoris* » et non « *stentorea* » ; d'autre part, il déclare « n'avoir jamais rencontré aucun de ces parasites », et s'il indique leur présence dans *Stentor Rœseli*, c'est uniquement « d'après STEIN », comme il le dit lui-même, non d'après ses propres observations « à Alger », comme l'écrit SAND (1901, p. 228).

(2) Déjà, au sujet de *Paracineta patula* (Cl. et L.), BÜTSCHLI (1889, p. 1930) faisait la réflexion suivante : « *Si cette espèce se reproduit vraiment par des bourgeons externes*, comme l'a affirmé GREEFF, *elle doit être écartée du g. Acineta.* »

et en même temps plus ou moins aplaties dans le plan des couronnes vibratiles, comme chez *Sphærophrya* et chez *Podophrya* (1). Elles sont donc plus primitives ; mais elles ont en commun avec celles des deux derniers genres cette curieuse particularité du développement très précoce des tentacules qui coexistent avec les cils. Au moment de la fixation, leur aspect est fort semblable, globuleux de part et d'autre, avec longs suçoirs irradiés (comparer fig. XXXVIII *d*, p. 147 et fig. XL *g*, p. 156).

Le style est long et grêle dans la plupart des cas, avec faisceau strié réduit à une mince écorce (*P. limbata*) ou même totalement absent (*P. livadiana*) ; d'autres fois au contraire cet organe est à faisceau strié massif et relativement robuste (*P. crenata, P. homari*). Sur le développement graduel de la loge dans la série des formes et sa conséquence naturelle : localisation progressive des suçoirs vers le sommet du corps, voir chap. III, p. 118).

1) **Paracineta limbata** (Maupas)

Podophrya limbata, MAUPAS (1881), MŒBIUS (1888).
Tokophrya limbata (Maupas), BÜTSCHLI (1889), SAND (1901).

Au dire des trois auteurs qui s'en sont occupés (MAUPAS, MŒBIUS et SAND) cette espèce n'est pas rare sur les Algues, les Bryozoaires, les Hydraires ; je l'ai rencontrée pour ma part, dans les mêmes conditions, à Cette et à Roscoff, mais jamais très abondante. Elle se retrouve aussi, çà et là, sur les Pycnogonides, les poils des Crustacés et divers autres supports. J'ai décrit la structure du style (chap. III, p. 105), les mouvements du corps à l'intérieur de la gelée (chap. X, p. 306) et aussi la reproduction qui n'était pas encore connue (chap. IV, p. 147 et fig. XXXVIII).

2) **Paracineta vorticelloïdes** (Fraipont)

Acineta vorticelloïdes, FRAIPONT (1877-78), BÜTSCHLI (1889) et SAND (1901).

3) **Paracineta Jorisi** (Sand)

Acineta Jorisi, SAND (1895, 1899 et 1901).

4) **Paracineta patula** (Claparède et Lachmann)

Acineta patula, CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-61), GREEFF (1868), ROBIN (1879), BÜTSCHLI (1889) et SAND (1901).
Acineta divisa, FRAIPONT (1877-78) et SAND (1901), *pro parte*.
Paracineta patula (Cl. et L.), COLLIN (1911).

Comme ROBIN et BÜTSCHLI, je crois à l'identité complète de l' « *Acineta divisa* » Fraipont avec *P. patula ;* malgré les arguments fournis

(1) *S. magna* et *P. Sandi* auraient peut-être aussi des larves monaxones.

par SAND (1901, p. 356), il me paraît résulter clairement de l'examen comparatif d'un grand nombre d'individus que la seule différence réelle existant de l'une à l'autre forme consiste dans l'absence, chez la première, du curieux appareil de fléchissement si développé chez la deuxième, à la jonction de la loge et du pédoncule. Mais, comme je l'ai moi-même expliqué par ailleurs (chap. III, p. 116) cet appareil n'est produit que secondairement, donc par définition manque aux exemplaires jeunes et peut même ne se différencier jamais chez certaines races locales. J'ai constaté bien souvent que le nombre relatif des formes « *patula* » (c'est-à-dire à style étranglé et à loge oscillante) et des formes « *divisa* » (c'est-à-dire à style cylindrique en haut et loge à peu près fixe) varie dans une mesure énorme selon les peuplements, dans des stations très comparables (1).

Cette espèce se rencontre, et souvent en nombre immense, sur les Algues, Bryozoaires, Hydraires, de préférence (m'a-t-il semblé) en eau un peu croupie. J'ai décrit (1911) son développement hypertrophique, tel qu'il a lieu spontanément dans les canaux du port de Cette. Consulter d'autre part : sur la structure du tégument, chap. II (p. 27) et fig. 54 à 58 et 60, (pl. IV) ; sur la constitution du noyau chap. II (p. 70 et 75) fig. 54, 61, 62, 63 (pl. IV) ; sur le bourgeonnement externe et la structure de l'embryon, chap. IV (p. 148) et fig. XLI (p. 158) ; enfin sur la conjugaison, chap. V (p. 220) et fig. LXII (p. 219). Quant à la prétendue « reproduction par scissiparité avec sécrétion immédiate d'une loge », telle que SAND la figure (1901, pl. XIV, fig. 2) chez la forme « *divisa* », ce n'est très probablement qu'un bourgeonnement abortif (chap. IV, p. 203).

5) **Paracineta crenata** (Fraipont)

Acineta crenata, FRAIPONT (1877-78), BÜTSCHLI (1889), SAND (1901).
Acineta crenata (Fraipont), MŒBIUS (1888) ?...
Acineta Saifulae MERESCHKOWSKY (1879-80-81) ?...
Paracineta crenata (Fraipont), COLLIN (1911).

Contrairement à l'opinion proposée par SCHRÖDER (1907) (d'ailleurs avec réserves et sans avoir fait une étude personnelle de ces formes), je continuerai d'inclure, avec BÜTSCHLI et SAND, dans l'espèce *P. crenata*, à la fois l' « *Acineta Saifulæ* » de MERESCHKOWSKY et la forme dessinée

(1) SAND figure d'autre part (1901, Pl. XIII, fig. 1 et 3) comme « *Acineta divisa* » un Acinète à deux faisceaux tentaculaires, très aplati dans le plan frontal et qui n'a certainement rien de commun avec les *Paracineta*. Serait-ce la forme « *Cucullus* » d'*Acineta tuberosa* ?...

jadis par MŒBIUS (1888, pl. IX, fig. 15) avec style annelé comme la loge elle-même (1).

J'ai proposé plus haut (chap. III, p. 123) de désigner comme variété « *pachytheca* » *nov. var.* la forme à loge épaisse et lisse intérieurement qui a été trouvée par SAND (**1895-1899** et **1901**) à Nieuport, au Portel et à Roscoff, et retrouvée par moi (fig. CVI *a*, *b*, *c*, p. 406) dans cette dernière localité. Car, chez la forme type, qui est probablement celle étudiée par FRAIPONT, et en tout cas la plus commune, la paroi de la loge est

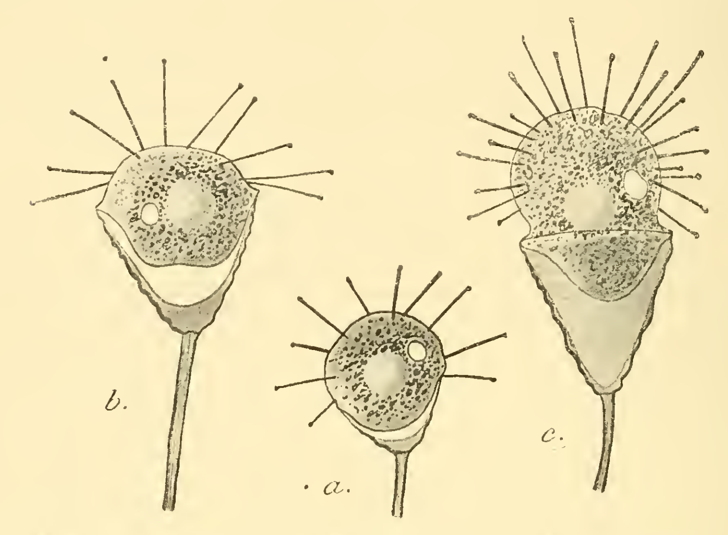


FIG. CVI. *Paracineta crenata* FRAIPONT, var., *pachytheca* nov. var. (*viv.*, × 625) : *a*, *b*, *c*, exemplaires d'âge différent, montrant la doublure interne de la loge pelliculaire.

mince et partout d'égale épaisseur, la face interne reproduisant les moulures de la face externe (fig. XXVI, p. 123 et fig. II *a* et *c*, p. 26) ; j'ai cherché à expliquer (chap. III, p. 123) d'où provient cette différence.

La reproduction a lieu, comme chez l'espèce suivante, par bourgeonnement demi-externe, débutant par la formation d'une fosette vibratile qui se dévagine ensuite (voir fig. II *c*, p. 26) (2). Le tégument comprend,

(1) Sans doute, si l'on tient cette dernière figure pour très rigoureusement exacte, on peut remarquer les annelures *convexes* et non *concaves*, leur continuation sur le style, etc., comme autant de caractères de nature spécifique ; mais l'aspect un peu fruste du dessin en question, ainsi que deux représentations à coup sûr imparfaites données par le même auteur (*ibid*), fig. 13 et 14), pour *Paracineta limbata*, ne me semblent point autoriser une confiance si absolue. Si cette forme était retrouvée telle que MŒBIUS l'a décrite, elle devrait s'appeler : *Paracineta Mœbii* n. sp., en l'honneur du savant qui le premier l'a figurée ; mais avant d'introduire dans la nomenclature cette dénomination nouvelle, je préfère encore attendre des renseignements plus explicites et tout à fait ncontestables.

(2) Les « embryons internes », décrits et figurés par SAND(**1901**, Pl. IX, fig. 2) pour un exemplaire de *P. crenata*, sont sans doute des parasites, peut-être des *Chytridinées* ?

au-dessous de la pellicule, un ectoplasme perforé à facies alvéolaire (chap. II, p. 27 et fig. II *b*). Pour la structure des tentacules et la curieuse « manchette basale », ainsi que pour le *chiasma* hélicoïde des prolongements internes, il suffira de se reporter aux descriptions déjà données (chap. II, p. 38, 40, 45 et fig. 65, 66, 67 pl. IV). De même pour le noyau, ses corpuscules et sa membrane et les micronucléi voisins (chap. II, p. 75, 81, 94 et fig. 65).

J'ai indiqué (**1911**, p. 469) la localisation favorite de l'espèce (au moins dans la région de Cette) sur l'Hydraire : *Perigonimus repens* Wright, lequel est fixé lui-même sur les parapodes et les soies des Aphrodites (*Aphrodite aculeata* L.). La plupart de mes exemplaires avaient cette origine.

6) **Paracineta homari** (Sand)

Acineta homari, Sand (**1899** et **1901**).
Paracineta homari (Sand), Collin (**1911**).

Très voisine de la précédente (même par les annelures transversales de la loge qui se rencontrent çà et là sur certains exemplaires), cette espèce s'en distingue cependant par une forme plus trapue, un pédicule ordinairement beaucoup plus court, plus robuste aussi (à cause de sa largeur plus grande), et souvent implanté *en apparence* excentriquement (fig. XXVII *a* à *e*, p. 124) (1).

A ces caractères se joignent d'autres données cytologiques, assez difficilement observables *in vivo*, mais permettant sur les préparations et surtout sur les coupes, un contrôle très facile : d'une part, l'absence totale des « manchettes » à la base des tentacules (fig. 64, pl. IV), d'autre part, les alvéoles beaucoup plus grandes du tégument du dôme, réduisant la substance interalvéolaire à n'être plus qu'un fin réseau (fig. 77, pl. IV).

J'ai fait connaître antérieurement pour *P. homari* et pour *P. crenata* (Collin, **1911**, p. 468 à 472 et fig. XXVII et XXVIII), divers aspects pathologiques du macronucléus simulant parfois tous les stades d'une véritable *promitose*, mais dont l'achèvement complet paraît extrêmement rare. La reproduction normale a lieu par embryon demi-interne, tout l'essentiel du processus étant déjà fort bien décrit par Sand (**1901**, p. 279). Voir aussi ma fig. XXVII *a*, *b*, *c* (**1911**, p. 469).

Trouvé par Sand (**1901**) sur les poils du telson et de l'orbite d'un Homard à Roscoff, puis par moi-même, à Cette, sur divers autres Décapodes, en particulier des Pagures (surtout *P. cuanensis* Thompson).

(1) Quelle que soit sa position au point de vue *géométrique*, le point d'insertion du style sur la loge n'en marque pas moins, dans tous les cas possibles, le pôle basal *morphologique*, c'est-à-dire le point par lequel l'embryon s'est fixé pour donner l'être adulte.

7) **Paracineta parva** (Sand)

Acineta parva, SAND (1899 et 1901).

8) **Paracineta multitentaculata** (Sand)

Hallezia multitentaculata, SAND (1895).
Acineta multitentaculata, SAND (1899 et 1901).

9) **Paracineta livadiana** (Mereschkowsky)

Cothurnia havniensis, EHRENBERG (1838), EICHWALD (1847). (1).
Sp ? gen ?... ALDER (1851), SLACK (1864), ROBIN (1879, fig. 10, Pl. XXXIX).
Acineta livadiana, MERESCHKOWSKY (1881), DADAY (1886).
Acineta neapolitana, DADAY (1886).

D'accord avec SAND (1901) qui a beaucoup étudié cette espèce, je considère « *Acineta neapolitana* » Daday comme étant identique à *P. livadiana*. Les deux figures données par DADAY diffèrent beaucoup entre elles, mais ne correspondent ni l'une ni l'autre exactement au type que j'ai rencontré, soit à Cette, soit à Roscoff, sur les Algues et les Hydraires. Celui-ci par contre répond de la façon la plus parfaite aux descriptions et aux figures données par l'auteur belge, de sorte que je ne crois pas qu'il ait lieu de créer des variétés nouvelles avant que les types de DADAY aient été réétudiés. J'ai toujours vu la face apicale former un bourrelet circulaire convexe, et non une surface coronaire plane ou concave, reliée à angle vif aux parois latérales de la loge. Quelles que soient les variations de forme et de volume du corps, par rapport au volume de la loge (voir fig. XXX *a* et *b*) le profil de cette dernière se présente immuable et d'une extrême constance, sur tous les exemplaires que j'ai pu examiner.

J'ai retrouvé sur tous également le diaphragme annulaire sous-apical qu'avait décrit DADAY. Ainsi que je l'ai dit plus haut (chap. III, p. 128) je considère cette formation comme une simple dépendance du « *plancher* » de la loge ; SAND n'y fait aucune allusion, ni dans le chapitre général qu'il consacre aux enveloppes, ni dans sa diagnose de l'espèce, qui est pourtant fort détaillée. Ce détail manque également dans ses figures (fig. 3 et 10, pl. III, 11, pl. XXVII, etc.).

La reproduction aurait lieu par *embryons* ovoïdes très petits qui demeurent un certain temps prisonniers sous la loge avant leur libération (SAND); le processus de leur génèse aurait besoin d'être éclairci. Quant à la reproduction par « *fissiparité* » (SAND 1901, p. 276 et 347), je l'interpréterai comme chez *P. divisa* (voir plus haut, p. 405 et chap. IV, p. 208).

(1) CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-60), puis KENT (1880-82) s'accordent pour regarder comme un Acinétien ce prétendu Infusoire discotriche ; mais tandis que les deux premiers auteurs le considèrent comme identique à leur « *Acineta compressa* » (= *A. papillifera* KEPPEN), il me paraît que la figure reproduite par S. KENT (Pl. XL, fig. 19), répond mieux au facies ordinaire de *P. livadiana* qu'à celui de *A. compressa*.

10) **Paracineta elegans** (Imhof)

Acineta elegans, Imhof (1883), *non* Maskell (1886).

Je crois devoir ranger ici cet Acinète commensal d'un Cladocère d'eau douce (*Bythotrephes longimanus* Leydig), bien que ses rapports d'affinités avec les formes précédentes marines soient certainement bien moins étroits que ceux de ces dernières entre elles. L'appareil de flexion qui joint la loge au pédicule le rapproche d'ailleurs assez de *Paracineta patula*. La connaissance exacte du mode de reproduction serait un critérium précieux, qui fait défaut actuellement.

11) **Paracineta bifaria** (Stokes)

Acineta bifaria, Stokes (1887-88) et Sand (1901).

Si l'on accepte pour cette forme, encore très insuffisamment connue, l'hypothèse de Stokes d'après laquelle la partie basale renflée et finement tuberculeuse serait l'homologue d'une loge, le nom de *Paracineta* est pour elle justifié. Si au contraire il s'agit, comme Bütschli l'a suggéré (1889, p. 1887) d'une enveloppe kystique dont l'animal sort à moitié sur les exemplaires vus par Stokes (comparer ma fig. 13, pl. I) il s'agirait sûrement d'une *Podophrya* très différente par son kyste de celles qui ont été décrites. Quoi qu'il en puisse advenir, son mode de reproduction par division externe du corps protoplasmique oblige à la classer parmi les *Podophryidæ*, dans l'une comme dans l'autre hypothèses.

Genre IV. **METACINETA** Bütschli (1889)

Ce genre composait à lui seul, dans Bütschli et dans Sand, la famille des « Metacinetina », placée par ces deux auteurs dans le voisinage immédiat des Podophryidæ. En l'y faisant rentrer, j'ai voulu simplement souligner l'unité fondamentale du groupe et les rapports étroits déjà signalés par Stein (1859, p. 50) entre l'« *Acineta mystacina* » d'Ehrenberg et les *Podophrya*. Malgré les différences réelles qui existent dans l'arrangement des suçoirs (et sont d'ailleurs uniquement motivées par l'existence d'une *coque* à plusieurs valves, chez les formes du premier type) il ne m'a pas paru qu'il y ait là autre chose que des caractères secondaires, justifiant amplement une coupure générique, mais non pas l'isolement en une famille distincte.

1) Metacineta mystacina (Ehrenberg)

Cothurnia mystacina, EHRENBERG (1831).
Acinata mystacina, EHRENBERG (1838).
« Phase Acinète de *Vaginicola crystallina* » STEIN (1854).
« Phase Acinète de *Cothurnia maritima* », STEIN (1854) ?
Acineta cothurnia, CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-60).
Acineta alata, STOKES (1865 *a*).
Acineta stagnatilis, STOKES (1886-88).
Acineta acuminata, STOKES (1887).
Acineta flexilis, STOKES (1894).
Acineta angularis, MASKELL (1887).
Acineta flos, MASKELL (1887).
Metacineta mystacina (Ehrenberg), BÜTSCHLI (1889) et SAND (1901).

Je ne connais de cette espèce unique, éminemment variable, à la fois marine et d'eau douce, que la forme courte et trapue (var. *brevipes* Sand) que j'ai trouvée sur les conferves et les plantes aquatiques en diverses localités. J'ai toujours vu six fentes réunies en étoile au centre, telles que les figure STEIN (1854), donc six *valves* triangulaires, dressées ou rabattues, au sommet de la coque. Celle-ci, très effilée inférieurement, se dilate à sa base en une cupule étroite fixée au substratum par un ciment peu développé (*plaque basale* rudimentaire).

La reproduction a lieu exclusivement par embryon externe formé à la face apicale du corps, puis s'échappant entre les valves, dès sa libération. La prétendue « *scissiparité* », avec sécrétion immédiate d'une loge, décrite autrefois par GRUBER (1879) et acceptée par SAND (1901, p. 236) ne représente bien certainement que le développement anormal d'un embryon non libéré et aussi en partie (chap. V, p. 212) les stades mis à rebours de la *conjugaison totale*. Sur la morphologie des larves et leur métamorphose, voir chap. IV (p. 149 et 185) et fig. LII (p. 186).

Genre V. URNULA Claparède et Lachmann (1858)

Ce genre qui ne comprend jusqu'à présent qu'une seule espèce, a été situé par BÜTSCHLI à côté des *Rhyncheta* dans une famille à part : « URNULINA ». SAND y joignit encore (1901) le genre *Acinetopsis*. C'était là, à mon avis, comme je l'ai dit antérieurement (p. 378), un groupement très hétérogène, impossible à maintenir. Malgré la forme un peu spéciale de ses longs tentacules peu nombreux (un à trois en moyenne) *Urnula* ne sera pas plus isolée parmi les PODOPHRYIDÆ (où la range son embryon) que ne sont *Choanophrya*, *Rhynchophrya* et *Rhyncheta* parmi les DISCOPHRYIDÆ, ou encore *Acinetopsis* parmi les ACINETIDÆ.

1) **Urnula epistylidis** Claparède et Lachmann (1858-60)

« Bourgeons ♂ d'*Epistylis* », Stein (1859).

Les *Urnula* n'avaient été trouvées, ou du moins reconnues, par les anciens auteurs que sur le style des colonies d'*Epislylis* (*E. plicatilis* d'après Claparède et Lachmann, *E. branchiophila* et *crassicollis* d'après Stein). Ce dernier savant se refusa tout d'abord (**1859**) à les considérer comme Infusoires indépendants et les faisait rentrer de force dans le cycle de leurs hôtes, avec le rôle essentiellement problématique de bourgeons ♂. Plus tard (**1867**, p. 105 à 107) il rétracte cette opinion qu'il ne trouve plus défendable contre les preuves précises invoquées par ses adversaires, mais il inclut à tort aussi dans le cycle d'*Urnula* les kystes trouvés par lui (**1859**) à la base des colonies et qui sont ceux d'*Epistylis*. Il fournit un détail précieux, intéressant à vérifier, touchant la structure de la loge (voir chap. III, p. 120).

Des travaux plus récents ont fait connaître la présence d'*Urnula* (très probablement identiques comme espèce à *U. epistylidis*) vivant en ectoparasites ou ecto-commensaux sur d'autres Acinètes : *Dendrosoma radians*, *Metacineta mystacina*, peut-être aussi *Tokophrya quadripartita ?* (Voir chap. X. p. 308).

Famille VII. **Ephelotidæ**

Podophryina, Bütschli (**1889**), *pro parte*.
Ephelotina. Sand (**1899** et **1901**).

Ce groupement créé par Sand avec juste raison, forme un ensemble des plus naturels et les deux genres qui le composent diffèrent de *tous* les autres Acinètes : d'une part, par la présence constante d'*appendices préhenseurs* en dehors des suçoirs (chap. II. p. 52 à 56) ; d'autre part, par la reproduction qui consiste en un très curieux *bourgeonnement externe multiple et simultané*, dont on ne connaît point d'autre exemple dans le groupe des Infusoires, sinon chez *Kentrochonopsis multipara* (Doflein **1897**).

Genre I. **EPHELOTA** Str. Wright (**1858**) *non* Kent

Hemiophrya, S. Kent (**1880-82**).

Comprend toutes les espèces à corps dépourvu d'enveloppe, c'est-à-dire *sans coque ni loge ;* les limites respectives de ces formes sont loin

d'être encore établies avec une entière certitude et si j'adopte provisoirement les listes synonymiques telles qu'elles sont établies par SAND, c'est surtout parce que je manque d'éléments d'appréciation qui me soient personnels. En dehors d'une espèce nouvelle (*E. sessilis*) à facies très particulier, je ne connais que l'espèce la plus vulgaire, d'ailleurs assez polymorphe : *Ephelota gemmipara.*

1) **Ephelota gemmipara** (Hertwig)

Ephelota apiculosa, WRIGHT (1859) ?
Podophrya gemmipara, HERTWIG (1876).
Hemiophrya gemmipara, (Hertwig), KENT (1880-82).
Podophrya Lyngbyei (Ehrg.) ROBIN (1879), non EHRENBERG.
Podophrya Benedeni, FRAIPONT (1877-78).
Hemiophrya Benedeni (Fraipont), KENT (1880-82).
Hemiophrya microsoma, MAUPAS (1881).
Hemiophrya Thouleti, MAUPAS (1881).
Podophrya pusilla von KOCH (1876).
Hemiophrya pusilla (Koch), KENT (1880-82).
Dendrophrya gemmipara, SAND (1895).
Ephelota gemmipara (Hertwig), BÜTSCHLI (1889) et SAND (1901).
Sp. ? gen ? CAVOLINI (1785), ALDER (1852), LIEBERKÜHN (1870), P. J. van Beneden (*in* FRAIPONT).

Cette espèce est très répandue dans les canaux du port de Cette, sur les Algues, Bryozoaires, Hydraires, et sur beaucoup d'autres supports. Elle arrive à former parfois un revêtement complet, simulant à l'œil nu un duvet de Mucorinées de couleur jaune-orange, comme HERTWIG l'a vu aussi à Helgoland, sur la souche des Tubulaires. Elle atteint dans ces conditions un développement très remarquable, non seulement comme nombre d'individus, mais aussi comme dimensions, si j'en juge du moins d'après les tailles maximales indiquées par SAND, lesquelles résultent à la fois des données des auteurs et de ses observations propres (**1901**, p. 326). Mes chiffres sont beaucoup plus forts :

C'est ainsi que le plus long pédicule rencontré par moi mesurait 1570 μ (au lieu de 1150 μ) ; et pour les deux diamètres (horizontal et vertical) du corps, j'ai noté plus d'une fois 220 × 250 μ ; voire même chez un seul exemplaire : 292 μ de haut × 234 μ de large (au lieu de 140 × 200 μ). Les dimensions *moyennes* des embryons étaient aussi bien supérieures : 60 × 35 μ (au lieu de 40 × 30 μ) et leur nombre plus grand aussi sur un même individu. Au lieu de 1 à 12 indiqués par HERTWIG (le chiffre est reproduit dans SAND comme étant un *maximum*) j'en ai compté souvent 20, 22, 25 et même, une fois, 32 !

J'ai décrit en détail la srtucture du tégument (chap. II, p. 27) celle du corps protoplasmique, avec ses énigmatiques « *enclaves alimentaires* » ou corpuscules cupuliformes, origine du pigment (chap. II, p. 33 et chap.

VII, p. 268) ; celle des deux sortes de tentacules (chap. II, p. 41 et 52 et fig 40 à 45, pl. III) ; celle du noyau rameux, des micronucléi (chap. II, p. 89 et 95) et enfin celle du style, avec sa gelée axile si curieusement différenciée (chap. III, p. 105 et fig. XIX, p. 107 et 47, pl. III) sa scopula (chap. III, p. 108 et fig. XX, p. 109) etc.

Sur la reproduction, le phénomène du bourgeonnement, la morphologie des larves et leur métamarphose, celle des *embryons abortifs* ; sur la « *division sexuelle* » encore hypothétique et la conjugaison (qui a lieu ici selon le mode dit « gemmiforme ») etc., voir chap. IV (p. 150, 159, 165, 180) et chap. V (p. 209 et 214) ainsi que les figures de texte afférentes et les fig. de la pl. VI (97 à 111).

2) **Ephelota truncata** (Fraipont)

Podophrya truncata, FRAIPONT (1877-78).
Hemiophrya truncata (Fraipont), KENT (1880-82).
Ephelota truncata (Fraipont), BÜTSCHLI (1889) et SAND (1901).

3) **Ephelota coronata** Wright (1858)

Ephelota coronata (Wright), KENT, BÜTSCHLI, SAND, etc.
Hemiophrya Dalyelli, HOLT (1891).
Ephelota Dalyelli (Holt), SAND (1901).

4) **Ephelota crustaceorum** (Haller)

Podophrya crustaceorum, HALLER (1880).
Hemiophrya crustaceorum (Haller), KENT (1880-82).
Ephelota crustaceorum (Haller), BÜTSCHLI (1889), SAND (1901).

D'après la description très incomplète de HOLT, il est permis de se demander si les deux derniers synonymes de *E. coronata* ne seraient pas mieux placés ici. Pour *E. crustaceorum*, HALLER a indiqué comme hôtes les « Lœmodipodes filiformes » (Caprelles, etc.) et non point, comme l'écrit SAND (1901, p. 322) « *Lœmodipodes filiformis* » ; car ce nom, pour autant que je sache, est encore inconnu dans la nomenclature carcinologique.

5) **Ephelota neglecta** Sand (1899-1901)

6) **Ephelota Lacazei** (Gourret et Rœser)

Hemiophrya Lacazei, GOURRET et ROESER (1887).
Ephelota Lacazei (G. et R.), BÜTSCHLI (1889), SAND (1901).

Si la description est exacte et si les quelques exemplaires observés ne constituent pas simplement une monstruosité fortuite, cette espèce mériterait d'occuper une place à part, à cause de son aplatissement dans le sens du plan frontal ; car pareil caractère ne se retrouve, semble-t-il, chez aucune autre *Ephelota*. La reproduction a lieu comme chez *E. gemmipara*, par embryons externes à force ventrale concave.

7) **Ephelota bütschliana** Ishikawa (1896)

Cette magnifique *Ephelota* qui constitue, à beaucoup près, le type le plus hautement évolué parmi les Tentaculifères, fut découverte en nombre immense sur une Sargasse d'hiver dans les mers du Japon. Elle aurait été retrouvée depuis (1900-1910) par Calkins, sur la côte américaine du Pacifique, ce qui indique une aire de répartition assez vaste ; mais la figure unique donnée par cet auteur ne permet point de vérifier s'il y a bien identité avec la forme originelle. L'aspect du pédoncule qui s'élargit progressivement en une sorte de loge conique, renfermant la base du corps, s'éloigne en tout cas beaucoup de celui représenté sur les dessins d'Ishikawa.

Pour l'interprétation que j'ai cru devoir donner des deux sortes d'embryons, simplement par extension de mes propres résultats sur *E. gemmipara*, voir chap. IV (p. 166).

8) **Ephelota sessilis** *n. sp.*

Cette nouvelle espèce, découverte à Villefranche-sur-mer par mon ami E. Chatton qui me l'a aussitôt et fort aimablement transmise, se rencontre en assez grand nombre à la surface des colonies de *Pyrosoma elegans* Lesueur, mais ne pénètre jamais à leur intérieur, autant que j'ai pu m'en rendre compte par l'examen de coupes nombreuses, ou de tranches épaisses de l'hôte colorées *in toto* au carmin boracique.

Le caractère essentiel de la nouvelle espèce est, comme son nom l'indique, l'absence de pédoncule. Le corps, de forme tronconique, comme chez *E. gemmipara*, adhère au substratum par sa face basale entière, sans ciment ni scopula, ainsi que cela a lieu chez les *Trichophrya* (par ex. *T. salparum*).

La structure fine est identique à celle de l'espèce type et je ne trouve guère à signaler, comme particularité d'un certain intérêt, que la taille remarquable des tentacules suceurs par rapport au volume de l'organisme entier. Tandis que chez les plus grandes *E. gemmipara*, ces appendices ne dépassent pas 3 μ de largeur au sommet, ils ont ici, pour un Infusoire beaucoup moindre, jusqu'à 4 et 5 μ (dont 3 μ. 5 environ pour la largeur du tube interne sidérophile).

La reproduction a lieu par embryons à face ventrale ciliée, très semblables à ceux d'*Ephelota gemmipara*, pourvus comme eux d'un cytostome demi-cilié, contre la paroi duquel s'amassent les mêmes granules

de sécrétion. La ventouse stylaire est aussi surmontée d'un amas granuleux, radié pendant les stades jeunes. J'ai vu le plus souvent quatre à cinq embryons à développement simultané ; parfois, il n'y en a qu'un

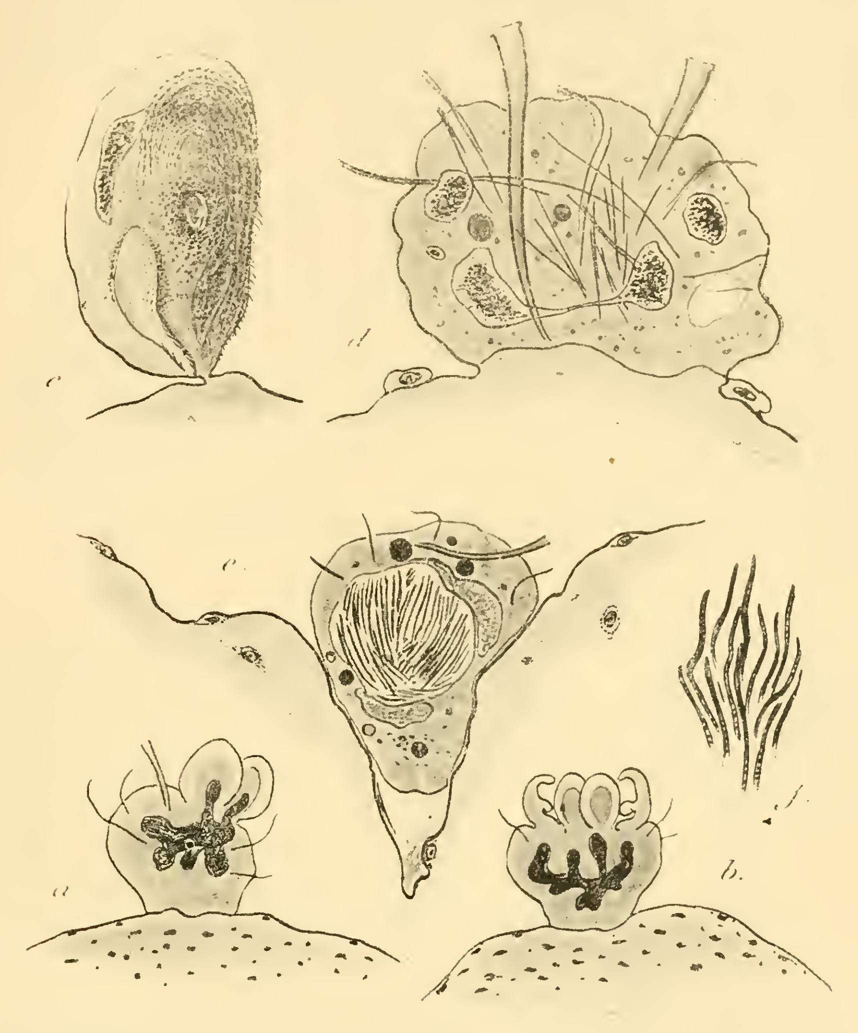


FIG. CVII. *Ephelota sessilis* n. sp. ; *a* et *b*, 2 exemplaires en bourgeonnement (prép. totales au carmin boracique, × 250) ; *c*, embryon vu en coupe oblique, montrant le cystostome, la ventouse, les rangs de cils et une partie au moins du macronucléus arqué (× 1000) ; *d*, jeune exemplaire avec 2 tentacules suceurs et nombreux filaments d'appendices préhenseurs, (× 1000) ; *e*, exemplaire dégénéré, à tentacules déviés par la présence de Bactériacées parasites ; boules hyperchromatiques dans le plasma (× 650) ; *f*, mêmes parasites plus grossis (× 2000). En *a*, *b*, *d*, *e*, cellules tunicales de l'hôte (amœbocytes dégénérés) à la base de l'Infusoire.

seul ou deux et l'animal présente un aspect asymétrique (fig. CVII *a*). De même que chez *E. gemmipara*, les bourgeons nucléaires ne pénè-

trent que fort tard dans le corps des embryons, alors que ces derniers présentent un développement considérable et laissent déjà nettement percevoir le début du futur cytostome (voir fig. CVII *b*).

Dans deux ou trois individus, j'eus la fortune de rencontrer ces très curieux paquets de Bactéries filamenteuses disposées en faisceaux, et que l'on connaît fort bien dans le noyau des Ciliés, surtout des Paramécies (voir fig. CVII *e*, *f*, et chap. X, p. 310).

Genre II. **PODOCYATHUS** Kent (1880-82)

Ce genre diffère du précédent : d'abord par la présence d'une *loge* qui protège la base du corps, puis par son pédicule plus mince, à peu près cylindrique et à faisceau strié massif, autant du moins qu'il m'a semblé sur les quelques exemplaires que j'ai vus à Roscoff. L'espèce unique du genre n'a jamais été signalée en dehors des mers septentrionales où elle est des plus communes et ne semble pas exister dans la Méditerranée.

1) **Podocyathus diadema** Kent (1880-82)

Actinocyathus cidaris, KENT (1880-82).

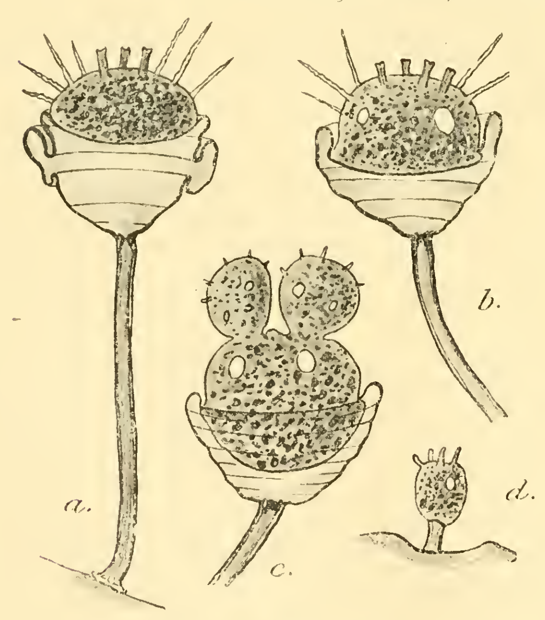


FIG. CVIII. *Podocyathus diadema* S. KENT (× 700) ; *a* et *b*, exemplaires avec loge pourvue de replis annulaires ; *c*, individu en reproduction, avec 2 bourgeons tentaculés ; *d*, exemplaire jeune néofixé.

La forme mise en synonyme n'est qu'un facies d'altération, avec surçois très rétractés et gonflés par la nécrose, comme l'a fort bien démontré SAND (**1901**, p. 394) ; mais des aspects très comparables peuvent être fournis aussi par *Paracineta crenata* et par *P. homari* (fig. XXVII *d*, p. 124). Sur les plissements de la coque et sur la reproduction, voir fig. CVIII *a* à *d* ; sur la morphologie des larves, chap. IV (p. 167).

Famille VIII. **Hypocomidæ**

Hypocomina Bütschli (1889) et Sand (1901)

Un genre unique :

Genre I. **HYPOCOMA** Gruber (1884)

Acinetoïdes Plate (1888).

Ce genre s'éloigne de tous les Tentaculifères connus par ce fait qu'il se reproduit et surtout *se nourrit* à l'état d'embryon, sans jamais passer, semble-t-il, par un stade adulte fixé. Il est pourvu en permanence d'un *tentacule unique ventral*. Par son mode de ciliation, il se rapproche plus que de tous autres des embryons d'*Ephelota* et la découverte d'une invagination postérieure ciliée chez l'une des espèces du genre (*H. acinetarum*, Collin **1907**) n'est certes pas pour infirmer une hypothèse de descendance. C'est pourquoi je le place ici, faisant suite immédiate aux Ephelotidæ et couronnant le groupe des Tentaculifères, au lieu d'en être à l'extrême base comme le voulait Bütschli (voir plus haut, p. 318).

1) **Hypocoma parasitica** Gruber (1884)

Acinetoïdes Greeffii, Plate (1888).

Bien qu'ayant recherché cette espèce avec soin sur les Vorticellides où elle vit d'ordinaire (surtout les *Zoothamnium*), je n'en ai rencontré qu'une seule fois un ou deux exemplaires et n'ai pu en tirer aucune remarque intéressante. Je signale donc l'espèce à Cette, sans y insister davantage.

2) **Hypocoma zoothamni** (Plate)

Acinetoïdes zoothamni, Plate (1888).
Hypocoma zoothamni (Plate), Bütschli (1889) et Sand (1901).

3) **Hypocoma acinetarum** Collin (1907)

Cette espèce partage avec l'embryon d'*Ephelota gemmipara* ce caractère extrêmement remarquable d'avoir une *symétrie bilatérale faussée*, c'est-à-dire une morphologie secondairement asymétrique, mais révélant nettement un ancêtre *bilatéral*. L'aspect superficiel est celui d'un *Chilodon* et c'est tout d'abord sous ce nom d'Infusoire holotriche gymnostome que j'avais classé dans mes notes *H. acinetarum*.

La face ventrale est aplatie, seule ciliée ; la face dorsale au contraire est convexe et complètement glabre dans toute son étendue. Comme chez

les *Chilodon* aussi, l'une des faces latérales est bien plus développée que la face opposée, de sorte que l'extrémité antérieure est déviée ; dans l'un et l'autre cas, la déviation a lieu à gauche sur l'animal vu dorsalement. Le tentacule unique ventral, également dévié dans le même sens, se trouve ainsi occuper la position exacte qu'aurait l'appareil pharyngien chez *Chilodon uncinatus* ou *Chilodon cucullulus* (O. F. M.).

Mais, tandis que chez ces Infusoires (1) les cils sont en rangs parallèles plus ou moins incurvés, se recoupant supérieurement à angle aigu pour former comme une *zone adorale* rudimentaire (Bütschli), ils sont au contraire disposés chez *H. acinetarum* (probablement aussi chez les autres espèces du genre *Hypocoma*) en *ellipses concentriques*, simplement un peu déformées par la torsion asymétrique du corps et concordent en somme avec le type de structure invariable des larves d'Acinètes (fig. cix *d*, p. 419 et fig. lxxvi *g*, p. 274). Presque à l'extrémité postérieure du champ cilié ventral, les rangs de cils pénètrent dans une cavité en doigt de gant, formée par invagination et dirigée très obliquement vers l'extrémité antérieure de la région dorsale. Au lieu d'être déviée, comme est la cavité correspondante de l'embryon d'*Ephelota*, elle occupe une position assez exactement médiane ; il est vrai qu'elle ne répond peut-être qu'à la première partie ciliée (également symétrique par rapport au grand axe) du « cytostome » d'Hertwig.

Le noyau est rubané, ordinairement enroulé en un fer à cheval très fermé autour d'une sphère alimentaire extrêmement volumineuse (voir fig. cix *a* et *b*, puis chap. II, p. 68 et chap. VII, p. 274). Le micronucléus qui est sans doute très petit, n'a pu être observé ; quatre à cinq vacuoles pulsatiles à contraction très lente sont rangées, suivant une ligne antéro-postérieure, tout le long du bord gauche (fig. lxxvi *a*, *b*, *c*, p. 274).

La reproduction a lieu, sans quitter le stade mobile, par simple division transverse égale, comme chez un Infusoire cilié quelconque ou chez les embryons des *Ophryodendron*, ou même (exceptionnellement) chez ceux d'*Acineta papillifera* (voir chap. IV, p. 175 et 201). Chacun des rejetons conserve d'ordinaire, pendant quelques instants après la séparation, une sorte de papille temporaire saillante, antérieure pour l'un, postérieure pour l'autre, indiquant le point exact où eut lieu la rupture (fig. lxxvi *f* et *g*, p. 274).

J'ai cru apercevoir une fois, sur un individu que j'observais depuis

(1) Voir les figures de Stein (1859, Pl. I, fig. 6, 7, 8), en partie reproduites par Bütschli (1887-89, Pl. LX, fig. 8 *a* et *b*).

assez longtemps déjà, entre lame et lamelle, tous les stades initiaux de la transformation en « stade adulte » (hypothétique) à tentacules dorsaux. Mais ce n'était qu'une illusion, ainsi qu'il apparut très clairement par la suite : l'exemplaire en question, à facies jusque là entièrement normal, ralentit tout à coup sa démarche, puis cessa son battement ciliaire, en même temps qu'il se contractait en boule, tout comme fait un embryon au cours de la métamorphose (chap. IV, p. 179). Et à mesure naissaient, sur sa face dorsale, des expansions filiformes et mobiles de cytoplasme

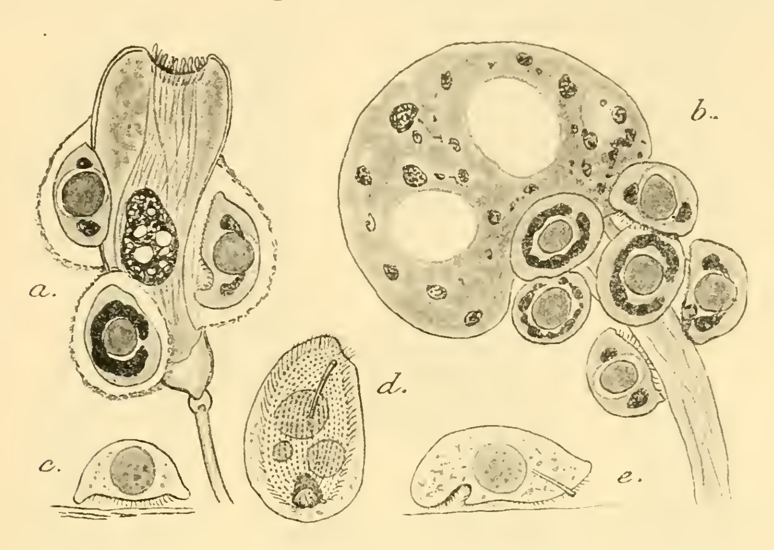


FIG. CIX. *Hypocoma acinetarum* COLLIN, *a* et *b*, nombreux parasites vivant dans un abri gélatineux sur *Acineta papillifera* KEPPEN, ou à nu sur le style d'*Ephelota gemmipara* HERTWIG ; le noyau de ce dernier hôte est complètement fragmenté (prép. totales au carmin boracique, × 350) ; *c*, *d*, *e*, coupe optique transversale, face ventrale et profil de l'Infusoire plus grossi (*in vivo* × 600).

clair que je pris pour des suçoirs (fig. CX *b*). Mais bientôt ces filaments qui se courbaient et battaient en tous sens, et à qui un léger renflement terminal prêtait un faux aspect très convaincant, commencèrent à devenir de plus en plus irréguliers et variqueux, puis soudain à se désagréger en sphérules, tandis que le corps lui-même montrait déjà des traces de nécrose avancée (fig. CX *c*). L'animal fut abandonné et je commençai dès lors à concevoir des doutes sérieux sur la nature réelle de ces très curieux appendices. D'autres observations suivirent et je pus obtenir ensuite à volonté la production du phénomène.

C'était une apparence causée par le simple épuisement progressif du milieu en oxygène, dans une goutte d'eau non renouvelée, et les filaments mobiles qui simulaient des tentacules devaient être dès lors con-

sidérés comme des fusées d'hyaloplasme, aussitôt revêtues d'une membrane (*membrane « haptogène »* de PROWAZEK **1910**) par le seul fait de leur contact avec le milieu extérieur et ainsi fixées dans leur forme. Des aspects très comparables ont été obtenus par KÖLSCH (**1902**, fig. 24, 25, 32) en usant de la compression sur divers Infusoires, entre autres *Prorodon teres* et surtout les Opalines (*Opalina dimidiata* et *Opalina ranarum*).

Ces filaments que l'auteur nomme « *figures myéliniques* », à cause de leur ressemblance extrême avec les figures fournies par la myéline artificielle (oléate d'heptylamine), au contact de l'eau, doivent sans

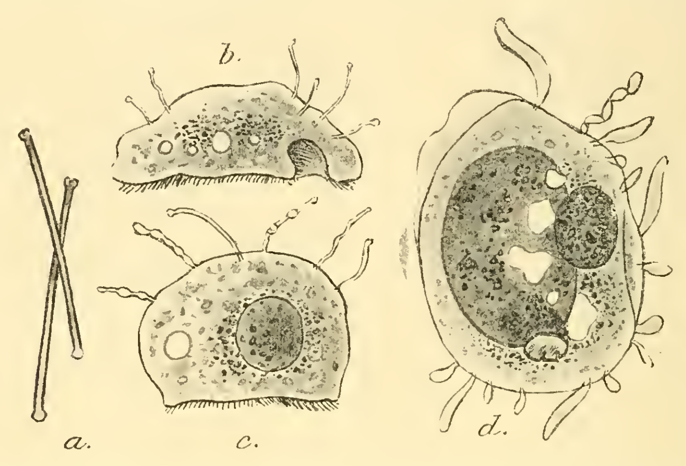


FIG. CX, *a*, tentacules de *Discophrya elongata* (CL. et L.) amputés par autotomie ; *b*, *c*, *d*, stades de dégénérescence nécrotique chez *Hypocoma acinetarum* COLLIN (profil, vue frontale et face ventrale), avec émission de « filaments myéliniques » ; × 1000.

doute leurs mouvements à des changements locaux de tension superficielle. Voici les termes mêmes dont KÖLSCH se sert pour les décrire : « *En dehors de leur poussée d'épanchement dans une seule direction, ils ont des flexions en sens divers, des oscillations, des ondulations, et semblent tâter çà et là avec leur extrémité antérieure* ». Or on pourrait peindre exactement ainsi les mouvements des faux tentacules observés chez *Hypocoma*. C'était là plus qu'il n'en fallait pour produire au moins une surprise.

Quand la nécrose s'accentue, principalement par la pression (fig. CX *d*) les filaments formés sont plus larges et moins mobiles en même temps qu'ils rappellent mieux les « gouttelettes sarcodiques » typiques. La confusion devient alors tout à fait impossible avec des tentacules.

Dimensions les plus normales de *H. acinetarum* : longueur 35 à 50 μ ; largeur 25 à 30 μ ; épaisseur 20 à 25 μ. Longueur du tentacule (y compris le tube interne) 15 μ.

Trouvé à diverses reprises, sur *Acineta papillifera* et sur *Ephelota gemmipara*, dans les canaux du port de Cette. Sur son mode de vie différent à la surface de ces deux hôtes et sur les « balles de nutrition », voir chap. III (p. 131) chap. IX (p. 306) et chap. VII (p. 274).

4) **Hypocoma ascidiarum** *n. sp.*

Même forme et à peu près même taille que l'espèce précédente, avec

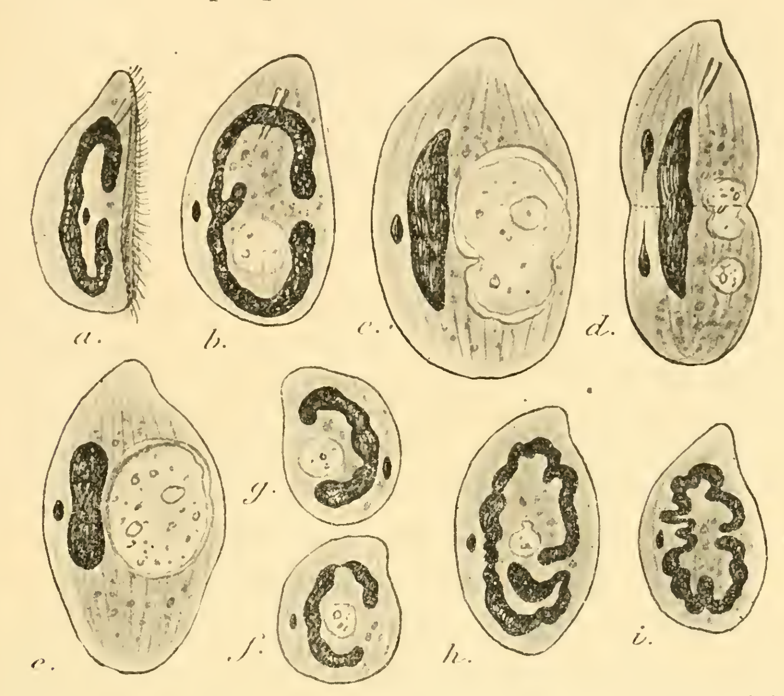


FIG. CXI. *Hypocoma ascidiarum* n. sp. (× 1000) ; *a* et *b*, deux exemplaires, profil et face ventrale, avec irrégularité (ramification latérale) du macronucléus en *b* ; *c*, *d*, *e*, stades de division ; *f*, *g*, petits individus (race naine ?) *h*, *i*, exemplaires à noyau rubané sinueux.

l'extrémité antérieure également déviée à gauche, mais beaucoup plus acuminée ; s'en distingue également et surtout par l'absence totale d'invagination postérieure. Noyau longuement rubané, ployé de même en fer à cheval autour des corps de nutrition centraux qui sont ici moins gros et moins constants. Un micronucléus marginal, toujours du côté *droit*, le fer à cheval nucléaire étant ouvert à *gauche*.

Sur les formes irrégulières du noyau principal, voir figure CXI *b*, *f*, *h*, *i* et chap. II (p. 68) ; sur sa concentration avant la division, figure CXI *c*, *d*, *e* et chap. II (p. 91).

Trouvé en assez grand nombre sur d'anciennes préparations de colonies

très transparentes de *Botryllus* sp., jamais revu sur le vivant. Ces exemplaires provenaient des bords de l'étang de Thau où leur hôte est abondant, fixé sur les Zostères. Les parasites occupent d'une manière exclusive le cercle péricoronal c'est-à-dire tout l'espace compris entre la gouttière vibratile transverse et la couronne des tentacules ; ils sont souvent en compagnie de *Trichophrya salparum* (voir plus haut, p. 381).

APPENDICE

Formes douteuses ou exclues

Je donnerai ci-dessous, par ordre alphabétique, l'énumération des formes rapportées à tort au groupe des Acinètes, ou décrites seulement d'une manière trop incomplète pour qu'on puisse leur attribuer une position systématique. Certains parmi ces noms désignent des êtres reconnaissables et conservent leur valeur dans la nomenclature, demeurant *provisoirement* des « *incertae sedis* » qu'une étude ultérieure permettra sans doute de classer. D'autres sont au contraire à jamais énigmatiques et, ne pouvant être identifiés par vice de description première, doivent devenir « *nomen nudum* » et comme tels disparaître d'une façon *définitive*. Je l'indiquerai ici, dans la mesure du possible.

1) **Acineta lappacea** Stokes **(1885)**

2) **Acineta stellata** Kent **(1880-82)**

sont l'un et l'autre assimilés par Bütschli (1889, p. 1930) avec l'Héliozoaire desmothoracide *Hedriocystis pellucida* Hertwig et Lesser. Leurs dimensions minimes s'accordent d'ailleurs assez bien avec cette hypothèse qui semble très naturelle et que j'accepte volontiers.

3) **Acineta solaris** Stein **(1859)**

n'a jamais été figuré, et, d'après sa description sommaire, on peut tout aussi bien supposer qu'il s'agit soit d'une *Podophrya* (Sand 1901, p. 226) soit d'un « stade podophryoïde » de quelque *Tokophrya* (*T. infusionum* par exemple). L'animal fut trouvé par Stein, très fréquemment, dit-il, dans des mares à fumier.

4) **Acineta puteana** Moniez **(1889)**

fut rencontré sur les pattes postérieures de « *Gammarus puteanus* » (= g. *Neoniphargus*) et assimilé par l'auteur aux corps problématiques

vus jadis par LACHMANN (1859 *a*) sur le même Amphipode. En l'absence de figures, les détails donnés sont insuffisants pour classer l'animal qu'il faudra retrouver ; MONIEZ l'appelle aussi (*ibidem*) : *Podophrya puteana* et lui prête un style court, une pellicule que le corps « remplit presque entièrement », pas de loge et des tentacules dispersés, sans capitation nette. Serait-ce une *Discophrya ?*

5) **Acinetactis mirabilis** Stokes (1886)

est très probablement une forme de transition entre les Flagellés et les Héliozoaires, et, comme telle, sans doute assez voisine des genres *Actinomonas* KENT et *Dimorpha* GRUBER ; ce n'est pas un Acinète.

6) **Actinolophus capitatus** Pénard (1890)

D'abord décrit par son auteur comme une forme d'Héliozoaires, puis cité par SAND comme type de transition entre ce dernier groupe et celui des Suceurs (1901, p. 134), serait enfin d'après PÉNARD (1904, p. 316) un véritable Acinétien, dont l'étude reste à faire.

7) **Actinosphœridium pedatum** Zacharias (1893)

serait, d'après PÉNARD (1904, p. 318) soit un Héliozoaire voisin de *Nuclearia caulescens*, soit un Acinétien, peut-être une *Tokophrya ?*

8) **Amœbophrya Sticholonche** Kœppen (1894)

9) **Amœbophrya acanthometrae** Kœppen (1894)

furent l'un et l'autre attribués au groupe des Acinètes, parce que l'on croyait avoir aperçu chez eux une sorte de *bourgeonnement interne* au sein d'une cavité creusée par invagination, et aussi de courts « tentacules capités » (sans doute des *cils en régression* avec goutte sarcodique terminale) garnissant la surface au stade libre.

Ces curieux parasites des Radiolaires ont été réétudiés d'une manière approfondie par BORGERT (1897) qui fit connaître tout le détail des structures fines, sans réussir à élucider la question toujours pendante du cycle évolutif. Bien que modifiant du tout au tout les notions primordiales établies par KŒPPEN, et montrant la présence, sous les sillons ciliaires, d'une sorte de couche épithéloïde syncytiale, avec noyaux multiples, il adopte néanmoins la même conclusion que son prédécesseur touchant la place systématique de ces deux organismes ; il en fait lui aussi des Tentaculifères aberrants, sans pouvoir le démontrer.

Je préfère de beaucoup adopter ici l'opinion de NERESHEIMER (**1908** *b*) qui les inclut provisoirement dans le groupe inconsistant et fort mal limité que sont les « Mésozoaires ». C'était un peu, du reste, l'idée de KOROTNEFF (**1891**) qui plaçait *Amœbophrya* à côté des Orthonectides; Cette dernière parenté semble toutefois bien compromise.

10) **Dyscophrya speciosa** Lachmann (**1859**).

J'ai expliqué plus haut (p. 368) pourquoi cette forme non décrite et indiquée sans hôte exact, doit demeurer *nomen nudum.*

11) **Erythropsis agilis** R. Hertwig (**1884**)

Rapporté tout d'abord par HERTWIG aux Infusoires ciliés (groupe des Vorticellides ?) cet être planktonique marin qui paraît jusqu'ici fort rare, fut ensuite attribué par MECZNIKOFF (**1885**) aux Tentaculifères. L'auteur voulait voir en effet dans le prolongement caudal mobile et contractile, l'homologue de la « trompe » des *Ophryodendron.* Je cite cette opinion simplement pour mémoire, car la place d'*Erythropsis* nous est aujourd'hui bien connue : dans le premier volume de la *Zoologie concrète*, DELAGE et HÉROUARD (**1896**, p. 387) ont réussi à démontrer, avec un esprit critique d'une remarquable pénétration et *sans avoir eux-mêmes observé l'animal*, qu'*Erythropsis* est un Péridinien relativement peu aberrant, très voisin des *Pouchetia.* Cette conclusion put être affermie et précisée, par PAVILLARD (**1905**), grâce à la rencontre heureuse d'un nouvel exemplaire intact et bien vivant, dans le plankton de l'étang de Thau. Un autre individu semblable et de même provenance fut encore aperçu, quelques années après, au cours d'une manipulation d'élèves, à la station de Cette.

12) **Heliocometes conspicuus** (Zacharias)

Acanthocystis conspicua, ZACHARIAS (**1897**).
Heliocometes conspicuus (Zacharias), SAND (**1901**).

Cette forme également planktonique, découverte dans le grand lac de Plön, n'a évidemment rien à faire avec les *Acanthocystis*, genre d'Héliozoaires caractérisés par la possession d'un squelette formé de spicules siliceux radiaires et tangentiels; on a donc eu raison de créer pour la désigner un nom générique nouveau. Mais, comme le dit fort bien PÉNARD (**1904**, p. 314), *ce n'est pas un Héliozoaire ;* moins encore y pourrait-

on voir un type de transition entre ce dernier groupe et celui des Suceurs, comme Sand (**1901**, p. 128-129) s'est efforcé de le démontrer. La place de cet organisme reste en tout cas provisoirement des plus énigmatiques ; si l'on admet avec Zacharias que les trois « embryons ciliés » observés une seule fois par lui « ne sont pas des parasites » (?) il resterait possible que *H. conspicuus* fût le kyste flottant d'un Cilié déjà connu, à division intrakystique, ou même d'un Acinète. La présence d'un noyau excentrique et arqué en forme de boudin (Zacharias) et même d'un micronucléus (« centrosome » d'après Sand) paraît justifier à l'avance une semblable hypothèse.

13) **Heliocometes digitatus** Sand (**1901**)

L'organisme ainsi nommé et trouvé trois fois par Sand, dans des pêches pélagiques effectuées à Concarneau, est de taille vraiment colossale par rapport à l'espèce précédente (300 à 400 μ, au lieu de 60 à 70 μ, sans compter les prolongements). Encore moins que cette dernière peut-il faire transition entre Héliozoaires et Suceurs, car c'est à n'en pas douter quelque chose de fort différent d'un Tentaculifère. « *H. digitatus* » qui n'a d'autres caractères communs avec *H. conspicuus* que le fait de porter des épines (et combien d'êtres en sont là !) ne ressemble pas tant que Sand le veut bien dire (**1901**, p. 125) à l'Acinétien *Dendrocometes* : par son corps à peu près sphérique, bourré de sphères huileuses, par les prolongements rameux de sa coque « *chitineuse* » (tubes entièrement vides, *sans aucune trace de cytoplasme*), il rappelle beaucoup plus cette catégorie d'œufs épineux flottants connus depuis longtemps par les planktologistes sous le nom de « *Xanthidium* ».

Lohmann (**1904**) montre que ce sont là tout simplement les œufs de divers Copépodes pélagiques et dit en avoir vu souvent sortir les *Nauplius*. Il cite et figure entre autres (p. 31 et fig. 7, pl. V) comme « *Ovum hispidum gigas* » la forme même que Sand appelle « *Heliocometes* ». Je connais personnellement, pour l'avoir vue en abondance dans le plankton du port de Cette (et souvent même associée en chaîne à deux rangées alternes : souvenir du sac ovigère) une forme très voisine, mais spécifiquement distincte, de taille moindre (78 μ), à piquants ramifiés plus grêles et plus nombreux. Souvent les coques sont vides, mais quand on les observe avant leur éclosion, les colorants montrent fort bien les stades variés du blastoderme. Sand n'a vu, sur ses exemplaires, « ni noyau, ni vacuole » (**1901**, p. 105).

14) **Microhydrella tentaculata** Frenzel **(1891)**

15) **Peitiadia mirabilis** Frenzel **(1891)**

sont l'un et l'autre, à tous égards, des *incertae sedis ;* si le premier (surtout d'après l'aspect allongé et compact du noyau) a plus de chances de devenir un Acinète que d'être un Flagellé, le second paraît devoir probablement rentrer dans les Infusoires holotriches gymnostomides, au proche voisinage des genres *Actinobolus* et *Ileonema.*

16) **Podophrya gasterostei** Lachmann **(1859 *c*)**

Forme nommée et non décrite, trouvée sur les branchies de l'Epinoche (*Gasterosteus aculeatus L.*) *;* n'est point classable actuellement. Mais en raison de l'habitat très spécial, excluant à peu près toute confusion probable avec un autre Acinétien (sauf *Trichophrya piscium ?*) le nom peut être conservé.

17) **Podophrya gracilis** Calkins **(1901)**

Espèce marine à corps sphérique très petit (8 μ) et pédoncule très grêle (40 μ sur moins de 1 μ) ; les nombreux « tentacules capités », insérés radiairement sur le corps, à travers une couche de gelée (d'après l'unique figure publiée par l'auteur) pourraient bien être des *spicules* et la forme serait à classer parmi les Héliozoaires du groupe des Chalarothoraca (Hertwig et Lesser, **1874**). Ceci expliquerait mieux à la fois ses dimensions et son aspect d'ensemble, bien étranges pour un Acinète.

18) **Solenophrya odontophora** Stokes **(1887)**

comme l'ont dit Bütschli (**1889**, p. 1931) et Sand (**1901**, p. 330) n'a aucun point commun avec les Tentaculifères.

19) **Suctorella ciliata** Frenzel **(1891)**

est au contraire un suceur non douteux (nombreux tentacules radiaires, mode de nutrition observé, etc.), mais pas encore assez connu pour oser l'appeler avec Sand (**1901**, p. 253) : *Tokophrya ciliata* (Frenzel).

N'était son mode de bourgeonnement un peu particulier (car la *bouche* prétendue était bien certainement une cavité embryonnaire en voie de formation), rien ne s'opposerait à sa mise en synonymie tout au moins provisoire avec une forme telle que *T. infusionum.*

CHAPITRE XIII

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Ainsi que je l'ai dit au début de ce travail (*Introduction*, p. 4), je n'ai nullement tenté une révision complète, déjà faite avant moi par Bütschli et par Sand, des données plus anciennes concernent les Acinètes ; ces auteurs en effet résument fort bien l'histoire de nos connaissances sur le groupe et se complètent mutuellement de la façon la plus heureuse, le premier s'attachant surtout aux problèmes généraux (morphologie, physiologie), le deuxième au contraire étant plus attentif aux questions systématiques.

Mes observations ont porté sur soixante-deux formes différentes (espèces ou variétés) dont dix-neuf sont nouvelles, et je n'ai fait allusion aux recherches concernant les autres formes que dans la mesure même où il y avait intérêt à les faire intervenir comme point de comparaison (ceci principalement pour tous les travaux antérieurs à 1889). Néanmoins, il n'est peut-être pas inutile d'indiquer, en un bref résumé des résultats acquis, en quoi et sur quels points mes conclusions s'écartent de celles admises jusqu'ici d'une manière générale par mes prédécesseurs, et quelles notions nouvelles se dégagent de cette étude.

Première partie : Morphologie

Ayant précisé tout d'abord (chap. I, p. 15), au point de vue descriptif et pratique (c'est-à-dire *géométrique* et non point *phylogénique*) les définitions relatives aux diverses symétries, envisagées par ordre de complexité progressive, j'ai abordé (chap. II, p. 20) l'étude du corps protoplasmique.

L'examen du tégument *in vivo*, sur les préparations totales fixées ou macérées, et surtout sur les coupes, révèle l'existence constante de deux couches toujours distinctes (ectoplasme et pellicule) auxquelles s'ajoute d'ordinaire un plasma cortical, plus ou moins net selon les cas, homogène ou alvéolaire. La pellicule est une membrane d'origine protoplasmique, de nature albuminoïde et non pas « chitineuse », comme Sand l'a cru à tort. Les formations granulaires (« perles » en relief ou excavées) admises par cet auteur à la surface du tégument, n'ont été revues dans aucun cas, ni par moi, ni par d'autres ; leur existence est fort douteuse.

L'ectoplasme est bâti suivant l'un des trois types : crustiforme, membraniforme, alvéolaire. Compact et homogène toutes les fois qu'il est mince, il devient au contraire criblé de fines plages amincies dès qu'il augmente en épaisseur (nécessité constante des échanges osmotiques) ; et de ces « ponctuations » dérivent par simple agrandissement les véritables alvéoles. Au plasma cortical se relient des formations de soutien fibrillaires, peut-être même des fibres contractiles véritables, homologues aux *myonèmes ;* mais leur présence est rare, par une suite toute naturelle de la vie sédentaire, sans changement d'attitude.

L'endoplasme est un liquide visqueux, tenant en suspension des inclusions multiples (alimentaires ou excrétrices), mais ne laissant percevoir, sur l'animal vivant, aucune structure alvéolaire. Celle-ci est au contraire fort nette sur les préparations fixées et je crois devoir l'interpréter avec beaucoup d'auteurs (entre autres FAURÉ-FREMIET) comme ne préexistant pas à l'usage des réactifs. J'adopte ainsi pleinement, contre BÜTSCHLI et ses élèves (au moins pour les Acinètes) la théorie de l'homogénéité absolue du Sarcode, émise jadis par DUJARDIN, puis soutenue par MAUPAS dans ses divers travaux concernant les Infusoires.

En traitant des tentacules, je crois avoir montré d'une manière suffisante leur identité de structure dans l'étendue du groupe entier, quelle que soit leur forme extérieure, leur taille, ou leur mode de terminaison ; j'ai même tenté d'interpréter comme résultant exclusivement de la résistance des parois les variations considérables notées par les auteurs touchant ce dernier point et que mes propres recherches me permettaient de confirmer. J'ai restreint cependant la notion de « *tentacule* » aux seuls tentacules suceurs, caractéristiques du groupe, éliminant comme formations non homologues les pseudo-tentacules des *Ephelotidae,* ou « appendices préhenseurs » surajoutés aux suçoirs vrais.

Après quelques détails sur les vacuoles pulsatiles, leur canal et pore excréteur, quelquefois précédé d'une curieuse formation non encore signalée : le « puits préstomatique », je passe à l'étude détaillée du système nucléaire. Avec BÜTSCHLI et contre SAND, j'admets chez les Acinétiens, comme chez les autres Infusoires, l'existence très constante de deux sortes de noyaux : des noyaux végétatifs ou *macronucléi* et des noyaux sexuels ou *micronucléi.* Les macronucléi sont très souvent multiples, soit par suite de la pluralité d'ébauches à développement simultané, chez les ex-conjugués, soit seulement par fragmentation d'un macronucléus tout d'abord non segmenté. Leur structure est granuleuse

et l'examen le plus attentif ne permet d'y découvrir que des sphérules de chromatine fort nettes (microsomes) et de volumineux amas de substance nucléolaire à réaction acidophile (macrosomes), sans qu'apparaisse jamais la substance lininienne sous forme figurée, formant réseau ou alvéoles. Ces structures existent pourtant, d'une manière à peu près certaine, chez les macronucléi jeunes, après la conjugaison. Les micronucléi présentent au contraire au repos une texture presque homogène ; mais, lors du gonflement qui précède la mitose, se dessine un réticulum régulier avec granules aux points nodaux, et c'est à ses dépens que s'édifient ensuite les fibres fusoriales. A la surface de ces dernières, on voit chez certaines formes des chromosomes différenciés, granulaires ou compacts, tandis que chez d'autres espèces et par des méthodes identiques, il ne s'en révèle aucune trace, par suite de l'absence peut-être complète de chromatine basophile. J'ai d'ailleurs insisté quelque peu sur les réactions chromatiques très spéciales aussi des micronucléi au repos.

La division macronucléaire n'est pas du tout une karyocinèse vraie, même raccourcie, comme l'ont pensé KEPPEN et SAND ; pas davantage un mode d'haplomitose, comme chez les Eugléniens, ainsi que l'a cru DANGEARD, mais une « amitose fibrillaire » typique, les fibrilles étant formées par alignement des microsomes, tandis que les nucléoles disparaissent. Le noyau n'ayant pas en lui-même de centre de division, ses changements de forme, son étirement, puis sa rupture en deux moitiés (symétriques ou non symétriques) ne sont que des phénomènes passifs, explicables en entier par l'action du cytoplasme et de la « zone embryonnaire ».

Je passerai brièvement sur le chapitre III, consacré en entier à ce que j'ai appelé les « formations cuticulaires annexes », ou dépendances du tégument, c'est-à-dire l'appareil fixateur si remarquablement analogue à celui des Vorticelliens (scopula, pédoncule et plaque basale), l'appareil protecteur (loges et coques) et les revêtements gélatineux. J'admets avec FRAIPONT et SAND, contrairement à l'hypothèse de MAUPAS appuyée par BÜTSCHLI, leur continuité morphologique parfaite avec le tégument du corps, malgré la différence certaine de leur état chimique et leur plus grande condensation. Ce sont là en tout cas des dérivés albuminoïdes (Kératine ?), comme pour les appareils similaires dans les autres groupes de Protistes (Rhizopodes, Tintinnides, Vorticellides), et non point de la « Chitine », comme l'a prétendu SAND en dépit des réactions.

J'ai étudié par contre d'une manière attentive (CHAP. IV, p. 132)

les phénomènes reproducteurs et j'en ai distingué trois modes : reproduction par embryons, par individus vermiformes et par scissiparité (ce dernier n'étant connu avec une entière certitude que dans la vie embryonnaire). J'ai appelé « embryons », au sens large, toutes les larves ciliées externes ou internes, tant à cause des transitions qui existent en fait entre ces deux catégories, que pour l'identité des caractères morphologiques observables de part et d'autre. En tenant compte uniquement de la différenciation croissante, sans considérer l'origine ni le mode de développement (profond ou superficiel) de ces larves, j'ai été amené à les répartir en quatre séries naturelles : embryons *monaxones typiques*, embryons *bilatéraux par inflexion*, embryons *bilatéraux par compression*, et enfin embryons « *atypiques* » qui se trouvent être tous (à une seule exception près) des embryons externes, ceux des trois premières séries étant tous des embryons internes.

Dans le phénomène du bourgeonnement (qu'il soit d'ailleurs simple ou multiple, successif ou simultané), j'ai pu arriver à établir en tendance générale, sinon en règle absolue, même pour une espèce donnée, au lieu de la théorie de la « correspondance des axes » du parent et de l'embryon (voir BÜTSCHLI 1876 et 1889), le fait qui me paraît incontestable de l'*orientation perpendiculaire de la larve et du parent qui la produit.* Ce détail important fait qu'on n'a plus aujourd'hui le droit d'homologuer directement le bourgeonnement d'un Acinète, fût-ce une *Podophrya* ou encore une *Urnula*, avec la division par fissiparité égale ou inégale d'un Infusoire cilié quelconque. Il est curieux de remarquer que pour découvrir l'analogue d'une semblable disposition, il faut laisser de côté tout l'ensemble des Protistes et se reporter au bourgeonnement latéral de certains Cœlentérés (*Hydra*, *Lizzia*, etc.).

Dans le cas des *Ephelota*, j'ai montré d'autre part que les bourgeons tentaculés, que l'on opposait jusqu'ici aux embryons ciliés, comme deuxième mode reproducteur, ne constituent très probablement qu'un facies anormal et aberrant de ces derniers, avec atrophie commençante de la surface ventrale ciliée et libération plus tardive. Enfin, pour les vermiformes, confirmant les données de MARTIN quant à leur origine par bourgeonnement externe, aux dépens des proboscidiens, j'ai montré par l'exemple de *Dendrosomides paguri* que leur place dans le cycle est sujette à varier, selon les genres ou les espèces, et que la notion du dimorphisme est une notion toute provisoire pour expliquer leur rôle qui reste à préciser. Seule l'étude approfondie de phénomènes sexuels non encore

signalés, mais dont l'existence est probable, permettra de faire sur ce point une lumière définitive.

Quant à la conjugaison, telle qu'elle nous est connue pour les autres Acinètes (CHAP. V, p. 204), il est dès à présent certain qu'elle se trouve représentée par les trois mêmes modes que chez les Infusoires ciliés : conjugaison partielle entre gamètes égaux, conjugaison totale égale ou subégale, et enfin conjugaison avec microgamète ou union gemmiforme. Ce dernier mode n'est signalé, jusqu'à ce jour, que pour une seule espèce : *Ephelota gemmipara* (COLLIN **1909**), si l'on fait abstraction de très curieuses conjugaisons *entre adultes et embryons* étudiées par MARTIN (**1909** *a*) chez une forme qui est d'ordinaire isogame. Je n'insisterai pas sur les phénomènes micronucléaires qui paraissent, dans l'ensemble, exactement semblables à ceux décrits chez les Ciliés ; je ne possède à leur égard que des séries très incomplètes. Je rappellerai seulement quelques aspects intéressants des macronucléi anciens : stades dégénératifs avec « pseudomitoses » chez *Acineta papillifera* (voir fig. LXIII, p. 227) et la fusion accidentelle de ces mêmes macronucléi chez *Tokophrya cyclopum* (fig. 93, pl. V), fait rappelant leur conjugaison temporaire signalée par HICKSON et WADSWORTH pour *Dendrocometes*, puis retrouvée par moi dans un couple d'*Ephelota* (fig. 50, pl. III).

J'ai observé aussi, à titre d'anomalies, des conjugaisons triples, et même, assez souvent, des exemplaires reconjugants, tels que ceux découverts par ENRIQUES chez *Chilodon* et dont il convient, je crois, au moins pour le moment, de ne pas exagérer la portée théorique en en faisant l'arme invincible contre l'idée de sénescence exposée par BÜTSCHLI, par HERTWIG et par MAUPAS. La lignée descendant de ces ex-conjugués n'ayant été encore suivie dans aucun cas, nous ignorons s'ils sont viables et si leur reconjugaison est bien pleinement équivalente, au point de vue physiologique, à la conjugaison normale.

Enfin, j'ai pu suivre de près, pour des espèces diverses, tous les détails cytologiques de la reconstitution du macronucléus jeune chez les ex-conjugués ; pour deux d'entre elles, j'ai rencontré des formations sidérophiles spéciales, très semblables d'aspect aux chromosomes des ovocytes, tandis que chez *Ephelota*, où ces mêmes figures sont doubles d'une manière très constante, elles méritent vraiment le nom de « pseudogemini ». Leur présence est temporaire et elles disparaissent bientôt par la suite du développement, sans laisser aucune trace dans le macronucléus adulte. Leur signification précise m'échappe pour le moment.

Parmi les faits d'enkystement (CHAP. VI, p. 236), j'ai cru devoir distinguer deux grandes catégories : d'une part les phénomènes de *protection temporaire in situ*, où l'animal s'entoure d'une enveloppe gélatineuse sans modifier sa forme et sans subir de régression, au point de vue morphologique ; d'autre part, l'*enkystement vrai*, caractérisé par la perte de toute orientation et la forme subsphérique prise par le corps protoplasmique. Il y a, dans ce dernier cas, régression des organes qui devront être reformés à la sortie du kyste. J'ai pu suivre celle-ci, pour les deux modes d'enkystement, dans les genres *Podophrya*, *Discophrya*, *Ephelota*, le premier seul possédant des kystes proprements dits et présentant de plus cette particularité jusqu'alors inconnue chez les Acinétiens, de se reproduire par division à l'intérieur du kyste.

DEUXIÈME PARTIE : **Physiologie**

En étudiant la nutrition (CHAP. VII, p. 252), j'ai été amené par des expériences répétées à confirmer de la façon la plus formelle les idées énoncées par MAUPAS, DANGEARD, puis SAND, sur le choix opéré par beaucoup d'Acinétiens parmi les Infusoires ou autres organismes dont ils peuvent faire leur proie. Mais, tandis que le phénomène demeure inexplicable si l'on attribue, comme l'ont fait les auteurs précités, l'acte de la capture à une simple « viscocité » permanente et passive du sommet des tentacules, tout devient clair si l'on démontre (et je crois l'avoir démontré par des preuves d'observation) que la capture n'est autre chose que le début de la succion, c'est-à-dire un réflexe élémentaire qui ne peut-être déclanché que par une excitation précise, très nettement spécifique. Certains Protistes seraient capables alors d'agir comme « *stimulus* » sur l'extrémité des suçoirs de tel ou tel Acinétien, tandis que d'autres, dont le contact ne provoque aucune « réponse », jouiraient par ce fait même, d'une véritable immunité.

Après avoir énuméré mes observations propres sur les trois modes de nutrition connus chez les Acinètes (succion, déglutition, osmose) j'ai tenté d'élucider par l'examen critique des diverses théories jusqu'ici proposées, le mécanisme intime du courant alimentaire, c'est-à-dire l'aspiration produite par les suçoirs. Sans repousser l'idée énoncée par HARTOG touchant le rôle possible de phénomènes de diffusion dûs à des substances secrétées, j'ai montré qu'on peut accepter d'une manière

intégrale et comme explication tout au moins suffisante, l'hypothèse de Zenker (1866) attribuant l'appel de fluide aux contractions péristaltiques de la paroi du tentacule. Parmi les éléments divers absorbés par les suçoirs et dont le sort détaillé a pu être suivi, j'ai insisté surtout sur des enclaves particulières (encore énigmatiques) rencontrées en grand nombre chez les Acinétiens marins (par exemple *Ephelota gemmipara*) et qui semblent des *algues* de provenance inconnue.

Les mouvements de tous genres (circulation endoplasmique ou cyclose, contractions actives du corps, battement vibratile, mouvements des tentacules et mouvements de la vacuole) font l'objet du chapitre VIII (p. 275 à 295). D'une manière générale, j'ai cru devoir me ranger à l'avis d'Engelmann et aussi de Heidenhain qui cherchent la contractilité dans les parties plus condensées du cytoplasme, contrairement à l'opinion de Bütschli, Quincke, Rhumbler, Koltzoff, Prowazek, etc., auteurs d'après lesquels les différenciations solides ne joueraient que le rôle passif de ressort antagoniste. C'est ainsi que j'ai admis que les mouvements du corps proviennent de l'ectoplasme fortement sidérophile et non de l'endoplasme ; que la partie contractile, dans les suçoirs, n'étant point la pellicule, est certainement le tube interne, et qu'enfin, dans les appendices de capture des *Ephelotidae*, les fils axiles jouent le rôle de véritables *myonèmes*. Cette interprétation me paraît seule compatible avec un certain nombre de détails très précis observés *in vivo*.

Le chapitre IX (p. 295), sous le titre général : « *Adaptations biologiques* », fournit une révision rapide de diverses questions encore trop peu connues (répartition géographique, répartition œcologique), puis une étude plus détaillée des faits de commensalisme et de parasitisme. J'ai montré en particulier comment, dans certains cas, un commensalisme spécifique, exclusif et constant à l'état naturel, peut fort bien n'être pas nécessaire, et comment certaines espèces, en relation, par exemple, avec un Coléoptère aquatique très nettement défini, peuvent prospérer dans les cultures en verre de montre, même en l'absence de tout débris du Coléoptère hôte.

Enfin le chapitre X (p. 305) traite des Parasites et ennemis des Acinètes, parmi lesquels j'ai fait connaître, d'après mes observations propres, un Flagellé du genre *Bodo*, une Chytridinée, une Microsporidie (*Nosema ?*) et plusieurs Bactériacées, soit ecto-, soit endoparasites.

TROISIÈME PARTIE : **Systématique.**

J'ai placé comme Introduction à la partie systématique (CHAP. XI, p. 311) un certain nombre de résultats qui m'ont paru former le point d'aboutissement nécessaire de cette monographie et qui se rapportent au problème de l'origine et des affinités du groupe des Acinètes, ainsi qu'à l'histoire probable de son développement phylétique. Examinant d'abord la place des « Infusoires suceurs » dans la classification des Protistes, j'ai cherché à montrer que les relations sont nulles du côté des Rhizopodes, malgré l'avis contraire de MAUPAS et de SAND, tandis qu'elles se rencontrent d'une manière exclusive et tout à fait étroite du côté des Ciliés, selon l'idée admise à partir de BÜTSCHLI (**1889**) par presque tous les auteurs. Ni la constitution du système nucléaire, ni l'existence prétendue d'une « plastogamie », ni le mode de reproduction, ni l'allure générale du cycle (arguments invoqués par SAND) ne sauraient justifier un rapprochement direct avec les Héliozoaires. Il serait possible toutefois (mais les bases manquent pour l'affirmer) que ces derniers organismes ne soient pas tout à fait étrangers au problème encore obscur de l'origine globale du groupe « *Infusoria* » (= Ciliés + Acinètes).

L'origine des Acinètes pourrait être conçue de trois façons distinctes, dont chacune est acceptée par un certain nombre d'auteurs : ou bien ils représentent la souche dont les Ciliés sont dérivés ; ou bien ils forment avec ceux-ci deux rameaux divergents émanés d'un tronc commun ; ou enfin ils descendent directement des Ciliés vrais. Cette dernière hypothèse s'est montrée, après un examen soigneux, seule compatible avec les faits ; il restait alors à savoir de quel groupe de Ciliés descendent les Acinètes. Les diverses dérivations jusqu'ici proposées indiquent toutes, comme point de départ, des Infusoires gymnostomides ; ce sont des formes holotriches pourvues de prolongements qui simulent plus ou moins les suçoirs d'Acinètes (par exemple *Actinobolus*), ou des formes à ciliation réduite que l'on pourrait appeler de « pseudopéritriches » (voir *Mesodinium*) ; ou enfin des espèces adaptées à la vie rampante et à facies d'*Hypocoma*, telles que les *Chilodon*. Aucune de ces hypothèses n'est au fond justifiable.

J'ai donc dû reprendre ici, en la précisant davantage, l'idée déjà exprimée par moi (**1907** à **1910**) dans diverses notes préliminaires, que les affinités directes et sans doute définitives des Infusoires tentaculifères sont

du côté des Péritriches, et, parmi eux, surtout du côté des Vorticellides. Cette conclusion s'appuye : 1° sur la présence constante, chez tous les embryons d'Acinètes (sauf un cas de régression) d'une ciliation fondamentalement péritriche, que l'on peut homologuer sans peine à la « frange locomotrice » temporaire ou permanente de tous les Discotriches ; 2° sur la « zone adorale » de beaucoup d'embryons et la bouche rudimentaire constatée chez certains d'entre eux (« cytostome » de HERTWIG) ; 3° sur la presque identité de structure des organes fixateurs (scopula, style à faisceau strié, plaque basale) dans l'un et l'autre groupes, ce qui ne semble guère pouvoir être expliqué comme convergence accidentelle ; 4° sur la possession commune de certains détails de structure assez particuliers (faisceau basal de fibrilles divergentes, homologues aux myonèmes, chez *Stylocometes* et chez *Ophryodendron trinacrium* ; structure bilaminée du tégument avec alvéoles unissantes chez *Paracineta patula*, *Ephelota gemmipara*, etc. comme chez les *Epistylis* et *Opercularia* ; striation de la pellicule transversalement à l'axe du corps chez deux formes au moins : *Discophrya cylindrica* et *Discophrya cybistri*) ; 5° enfin, sur plusieurs points de ressemblance dans le cycle évolutif, le bourgeonnement simple ou multiple et la conjugaison totale, isogame ou gemmiforme, ne se trouvant guère ailleurs, parmi les Infusoires, que chez les Péritriches et les Acinétiens.

Après avoir indiqué, au moins dans ses grands traits, la marche la plus probable de cette dérivation à partir des Vorticellides, j'ai montré que l'on pouvait, en tenant compte à la fois des caractères triés de la morphologie de l'embryon, de la morphologie de l'adulte et du mode de bourgeonnement, répartir tous les Suceurs en deux grandes séries naturelles (peut-être d'origine distincte, mais peut-être également dérivées l'une de l'autre par spécialisation) : les « *Exogenea* » et « *Endogenea* ». Et j'ai été conduit uniquement par les faits à poser cette assertion, en apparence paradoxale, que la plupart des formes à bourgeonnement externe me paraissent, à tout prendre, beaucoup moins primitives que l'ensemble des formes à bourgeonnement interne et que par conséquent le premier de ces deux modes représente le mode dérivé, non point le mode originel, comme le pensait BÜTSCHLI. Ayant appliqué ces données à la conception des rapports existant entre les familles (je ne modifie que fort peu celles admises avant moi), j'ai tenté de résumer la filiation des Acinètes dans un tableau d'ensemble (p. 329).

Le reste de cette étude (CHAP. XII, p. 330) comprend la systématique

à proprement parler, soit la disposition en série linéaire (forcément non concordante avec les lignes phylogéniques rameuses) des familles, genres et espèces reconnus jusqu'à ce jour. J'y ai joint la diagnose des formes inédites dont il a été question dans le cours du travail, ainsi que mes observations ou remarques critiques sur les espèces déjà connues. J'ai ajouté pour terminer, sous forme d'appendice, une révision rapide des espèces douteuses ou exclues.

INDEX DES AUTEURS

Les travaux concernant directement les Acinètes sont marqués d'un astérisque (*).

*1851. Alder (J.). An account on three new species of Animalcules. (*Ann. mag. Nat. Hist.* (2). Vol. VII.)

1911. Alexeieff (A.). Haplomitose chez les Eugléniens et dans d'autres groupes de Protozoaires. (*C. R. Soc. biol. Paris,* T. LXXI, 9, XII, 1911).

*1886. Andrusov (J.). Infusorii Kerchenskoi buxte (en russe). (*Trudui St. Petersb. Nat.* XVII, p. 236.)

*1873. Archer (W.). *Acineta* (*Quart. Journ. Micr. Sc.* (n. s.). Vol. XIII.)

1903. Awerinzew (S.). Beiträge zur Kenntniss der marinen Rhizopoden. (*Mitth. Zool. Stat. Neapel.* Bd. XVI.)

*1904. — *Astrophrya arenaria* n. g., n. sp. (*Zool. Anz.* Bd. XXVII, p. 425-426, 1 fig.).

1906. — Die chemische Zusammensetzung der Gehäuse bei den Süswasser Rhizopoden. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. VIII.)

1908. — Über ein parasitisches Infusor aus dem Darm von *Ophelia limacina* Rathke. *Bütschliella opheliae* n. g., n. sp. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XC.)

*1880. Badcock (J.). Notes on Acinetina. (*Journ. R. micr. Soc.* Vol. III.)

*1743-53. Baker (H.). The Microscope... (2 vol. London).

*1754. — Beyträge zum nützlichen u. vergnugend. Gebrauch der Microscopii. (Trad. allemande, Augsburg).

*1858. Balbiani (G.). Note relative à l'existence d'une génération sexuelle chez les Infusoires. (*Journ. de la Physiol.* T. I. p. 347 ; *Ann. Mag. nat. Hist.* Vol. V. nº 2 ; *C. R. Acad. Sc. Paris.* T. XLVI. p. 628.)

*1860. — Note sur un cas de parasitisme improprement pris pour un mode de re_ prod. des Infus. Ciliés. (*C. R. Acad. Sc. Paris.* T. LI, p. 319.)

*1861. — Recherches sur les phénomènes sexuels des Infusoires. (*Journ. de la Physiol.* T. IV.)

*1873. — Observations sur le *Didinium nasutum.* (*Arch. zool. exp.* T. II.)

*1881-2. — Les Protozoaires, leçons f. au coll. de France. (*Journ. de Microgr.* T. V et VI.)

*1887-88. — Les Acinétiniens. (*Journ. de Microgr.* T. XI et XII.)

1896-97. BAMBEKE (E. van). A propos de la délimitation cellulaire. (*Bull. Soc. belge microsc.* Vol. XXIII, p. 72.)

1909. BEAUCHAMP (P. de). Recherches sur les Rotifères. (*Arch. zool. exp.* [4], t. X.)

1910. BEAUCHAMP (P. de) et COLLIN (B.). Quelques documents sur *Hastatella radians* ERLANGER. (*Arch. zool. exp.* [5]. T. V ; N. et R. nº 1.)

1898. BELAJEW (W.). Uber die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. (*Ber. d. deutsch. botan. Ges.* Bd. XVI.)

1897. BENDA (C.). Neuere Mittheilungen über die Histiogenese der Saügethierspermatozoen. (*Verhanld. d. physiol. Ges. zu Berlin*, 1896-97.)

1897. BORGERT (A.). Beiträge zur Kenntniss der in *Sticholonche zanclea* und Acanthometridenarten vorkommenden Parasiten. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXIII.)

*1824. BORY DE ST-VINCENT. Histoire naturelle des Zoophytes. (*Encyclopédie méthodique.* T. II. Paris.)

1909. BRASIL (L.). Documents sur quelques Sporozoaires d'Annélides. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XVI.)

1908. BRODSKY (A.). Observations sur la structure intime de *Frontonia leucas.* (*Rev. Suisse de Zool.* T. XVI.)

1909. BRUMPT (E.). Démonstration du rôle pathogène de *Balantidium coli.* Enkystement et conjugaison de cet Infusoire. (*C. R. Soc. Biol. Paris.* T. 67, p. 103.,

1910. — Précis de Parasitologie. (Collection des Précis médicaux. *Paris.* Masson.)

*1875. BUCK (E.). Die Acineten im Aquarium. (*Zool. garten.* Vol. XVI. p. 90-92.)

*1884. — Ueber die ungestielte Varietät der *Podophrya fixa* EHRG. (*Ber. d. Senck. Ges. Frankfurt.* 1884. p. 298-304.)

*1906. BÜRGER (O.). Estudios sobre Protozoos chilenos del agua dulce. (*Anal. d. l. Univ. d. Chile ;* Santiago, 1906.)

*1908. — Nuevos estudios sobre Protozoos chilenos del agua dulce. (*Anal. d. l. Univ. d. Chile ;* Santiago, 1908.)

1910. BUSCHKIEL (A). Beiträge zur Kenntniss des *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XXI.)

*1897. BUTSCHINSKY (P.). Die Protozoen der Salzsee-Limane bei Odessa. (*Zool. Anz.* Bd. XX.)

*1876 *a*. BÜTSCHLI (O.). Studien über die erste Entwicklungsvorgänge der Eizelle. (*Abhandl. Senck. Ges.* Bd. X.)

*1876 *b*. — Uber die Entstehung des Schwärmsprösslings der *Podophrya quadripartita* Cl. u. L. (*Jenaïsche Zeitschr.* Bd. X.)

*1877. — Uber den *Dendrocometes paradoxus*, etc. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XXVIII.)

*1887-89 — *Protozoa* (in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. I. III.) Le chapitre [*Suctoria*] est paru tout entier en 1889.

*1890. — Weitere Mittheilungen über die Struktur des Protoplasmas. (*Biol. Centralbl.* Bd. X.)

*1892. — Untersuchungen über mikroscopische Schäume. (Leipzig, in-4º.)

1906. — Beiträge zur Kenntniss des Paramylons. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. VII.)
*1901. Calkins (G.-N.). Marine Protozoa of Woods-Hole. (*Bull. U. S. Fisch. Comm.* Vol. XXI.)
— The Protozoan Nucleus. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. II.)
1907. — and S. W. Cull. The conjugation of *Paramaecium aurelia* (=*caudatum*). (*Arch. f. Protistenk.* Bd. X.)
*1910 *a*. Calkins (G.-N.). *Protozoa.* (*in : Columbia University biological series.* Vol. VI.) New-York, 2e édition; la 1re date de **1900.**
*1910 *b*. — Protozoölogy (London, Baillère Tindall and Cox, 1910.)

*1856. Carter (J.-H.). Notes on freshwater Infusoria of the island of Bombay. (*Ann. mag. nat. hist.* [2]. Vol. XVIII.)
*1857. — On the ultim. Structur of *Spongilla* and additional notes on freshwater Infusoria. (*Ann. mag. nat. hist.* [2] vol. XX.)
*1861. — Notes and Corrections on the Organisation of Infusoria. (*Ann. mag. nat. hist.* [3]. Vol. VIII.)
*1865. — On the fresh and saltwater Rhizopoda of England and India (*Ann. mag. nat. hist.* [3]. Vol. XV.)
*1785. Cavolini (Ph.). Memorie p. serv. alla storia de Polipi marini. (Napoli 1785 ; trad. allemande Nürnberg, 1813.)
1910. Cepède (C.). Recherches sur les Infusoires astomes. (*Arch. zool. exp.* [5]. T. III.)
1911. Chagas (C.). Ueber die zyklischen Variationen des Karyosomes bei zwei Arten parasitischer Ciliaten. (*Mem. d. Inst. Osw. Cruz.* Vol. III.)
1910 *a*. Chatton (E.). Protozoaires parasites des branchies des Labres. (*Arch. zool. exp.* [5]. T. V.)
1910 *b*. — Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amæbiens. Faits et théories. (*Ibid.*). [5]. T. V.)
*1910. Chatton (E.) et Collin (B.). Sur un Acinétien nouveau, commensal d'un Copépode. *Rhabdophrya trimorpha* n. g., n. sp., (*Ibid.*) [5]. T. V ; N. et R. ; nº 5.)
*1855 *a*. Cienkowsky (L.). Bemerkungen über Steins Acinetenlehre. (*Bull. phys.-math. Acad. St-Péters.* Vol. XIII ; et in *Quart. Journ. Micr. Sc.* Vol. V.)
*1855 *b*. — Über Cystenbildung bei Infusorien. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. VI.)
*1857-60. Claparède et Lachmann. Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. (*Mém. Inst. nat. Genevois,* vol. V, VI, VII.) Cité d'après l'édition en 1 vol. Genève **1868.**
1895. Clarke (J.). Die Biologie des Alveolarsarcoms. (*Centralbl. f. Bakter. u Parasitenk.* **1895**, p. 604.)
1906. — A note on Syphilis and Cancer, etc. and on some Protozoa. (*Brit, med. Journal,* vol. I. p. 1274.)
*1851. Cohn (F.). Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Infusorien. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. III.)
*1853. — Idem (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. IV) (suite du précédent travail).

1854. — Ueber die Cuticula der Infusorien. (*Ibid.* Bd. V.)
*1857. — Ueber die Fortpflanzung von *Nassula elegans.* (*Ibid.* Bd. IX.)
*1906. Collin (B.). Note préliminaire sur un Acinétien nouveau : *Dendrosomides paguri,* n. g., n. sp. (*Arch. Zool. exp.* [4]. Vol. V. N. et R.)
*1907. — Note préliminaire sur quelques Acinétiens : I. *Ephelota gemmipara* (Hertwig) ; II. *Hypocoma acinetarum* n. sp. (*Arch. zool. exp.* [4]. Vol. VII. N. et R. nº 4.)
*1908. — Quelques remarques sur *Tokophrya cyclopum* Cl. et L. (*Arch. zool. exp.* [4]. Vol. VIII ; N. et R. ; nº 2.)
*1909 *a.* — Sur l'existence de la conjugaison gemmiforme chez les Acinétiens. (*C. R. Acad. sc. Paris,* 24 mai 1909.)
*1909 *b.* — Sur les formes hypertrophiques et la croissance dégénérative chez quelques Acinétiens. (*Ibid.* 2 nov. 1909.)
*1909 *c.* — Diagnoses préliminaires d'Acinétiens nouveaux ou mal connus. (*Ibid.* 6 déc. 1909.)
*1909 *d.* — Quelques remarques sur deux Acinétiens : I. *Dendrosomides paguri* Collin : II. *Podophrya fixa* O. F. Müller. (*Ibid.* 27 déc. 1909.)
*1909 *e.* — Sur la symétrie et l'orientation morphologique des embryons d'Acinétiens. (*Arch. zool. exp.* [5]. T. II. N. et R., nº 2.)
1909 *f.* — Sur deux formes nouvelles d'Infusoires discotriches : I. *Opercularia Faurei* n. sp., II. *Opercularia medians* n. sp. (*Ibid.* [5]. T. II, N. et R., nº 2.)
1909 *g.* — La conjugaison d'*Anoplophrya branchiarum* (Stein) (= *A. circulans* Balbiani). (*Arch. zool. exp.* [5]. T. II.)
*1911. — Etude monographique sur les Acinétiens. I. Recherches expérimentales sur l'étendue des variations et les facteurs tératogènes. (*Arch. Zool. exp.* [5]. T. VIII.)
*1912 *a.* — Notice sur la synonymie de quelques Tentaculifères du Chili. (*Rev. Chil. d'Hist. nat.* 1912.) (1).
1912 *b.* — Sur un amibe à coque pourvu de tentacules : *Chlamydamæba tentaculifera* n. g., n. sp. (*Arch. Zool. exp.* [5]. T. X. N. et R.. nº 4.)
*1886. Daday (E.). Ein kleiner Beitrag zur Kenntniss der Infusorien-Fauna des Golfes von Neapel. (*Mitth. a. d. Zool. Stat. Neapel.* Bd. VI.)
*1888. — Eine Acinete aus dem Golfe von Neapel. (*Termész. Füzetek.* Vol. XI.)
*1907. Daday (J.). Adatok. Nemet-Kelet-Africa microfaunájának ismereté, hez. I. (*Math. Termt. Ert.* Budapest. Vol. XXV.)
*1910. — (E. von). Die süsswasser Mikrofauna Deutsch-ost-Afrikas. (Lief. I. *Protozoa.*) (*Zoologica,* Stuttgart. Heft LIX.) Traduction allemande du précédent.
*1891. Dalla Torre (K. W. von). Studien über die mikroskopische Thierwelt Tirols : III. *Infusoria ciliata* und *Tentaculifera.* (Innsbrück.)

(1) On trouvera dans cette notice de brèves indications critiques concernant les affinités des suceurs rencontrés, dans la faune d'eau douce du Chili, par Izquierdo (1906) et Bürger (1906 et 1908). Je dois l'envoi de ces travaux (malheureusement reçus trop tard pour pouvoir les citer partout où il y a lieu) à l'obligeance de M. le Professeur C. Porter que je suis heureux d'en remerier. Les espèces signalées : *Tokophrya infusionum, Tokophrya quadripartita, Podophrya libera, Podophrya fixa* et *Sphærophrya pusilla,* sont toutes des formes communes avec la faune européenne.

*1890 Dangeard (P.-A.). Les Acinètes (*Le Botaniste*, série II.)

*1900. — Recherches sur les Eugléniens. (*Le Botaniste*, série VIII.)

*1896. Delage et Hérouard. Traité de Zoologie concrète : I. La Cellule et les Protozoaires (Paris, Schleicher).

1908. Distaso (A.). Sui processi vegetativi e sull' incistidamento di *Actinophrys sol.* (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XII.)

1909. Dobell (C. Cl.). Some observations on the Infusoria parasitic in Cephalopoda. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, Vol. LIII, p. 2.)

*1901. Doflein (F.). [Etude monographique sur le groupe des Infusoires tentaculifères, par R. Sand]. (*Referat.*) *Zool. centralbl.* Bd. VIII.)

1897. — Studien zur Naturgeschichte der Protozoen : I. *Kentrochona nebaliae* Rompel ; II. *Kentrochonopsis multipara* n. g. n. sp. (*Zool. Iahrb. Abth. f. Anat.* Bd. X.)

1907 *a.* — Ueber den Theilungsvorgang bei den Süsswasserthalamophoren. (*Sitzb. der Ges. f. Morph. u. Physiol.* München. 1907.)

1907 *b.* — Beobachtungen u. Ideen über die Konjugation der Infusorien. (*Ibid.* 1907.)

*1909. — Lehrbuch der Protozoenkunde. (Iéna, Fischer, 1909 et nouvelle édition augmentée, 1911.)

1887. Dubois (R.). Les Vacuolides. (*C. R. Soc. Biol. Paris*, 23 mars (*Mémoires*), 8e série, t. IV.)

1907. Duboscq (O.). Sur la motilité des filaments axiles dans les spermatozoïdes géants de la Paludine. (*C. R. Ass. Anat.* Vol. IX. 1907.)

1835-6. Dujardin (F.). Recherches sur les organismes inférieurs. (*Annales Sc. nat. Zool.* T. IV et V.)

*1841. — Histoire naturelle des Zoophytes infusoires. (Paris. 1841.)

*1862. Eberhard (E.). Zweite Abhandlung über die Infusorienwelt. (*Programm der Realschule zu Coburg.* Östern, 1862.)

*1868. — Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Fortpflanzung der Infusorien. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XVIII.)

*1846. Eckhard (C.). Die Organisationsverhältnisse der polygastrischen Infusorien. (*Archiv. f. Naturgesch.* Bd. I.)

*1831. Ehrenberg (Chr. G.). Über die Entwicklung und die Lebensdauer der Infusionsthiere. (*Abh. Berl. Akad.* 1831.)

*1838. — Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. (Leipzig, 1838.)

*1840. — Diagnosen von 274 neuen Infusorien. (*Monatsb. d. Berl. Akad.* 1840, p. 197.)

*1862. — Uber die seit 27 Iahren noch wohl erhaltenen Organisationspräparate des mikroskopischen Lebens. (*Abh. Berl. Akad.* 1862.)

*1844-7. Eichwald (Ed.). Beiträge zur Infusorienfauna Russlands. (*Bull. soc. nat. Moscou*, Bd. XVI et Bd. XX.)

*1890 Eismond. Zur Frage über den Saugmechanismus bei Suctorien. (*Zool. Anz.* Bd. XIII.)

*1891. — Über die Entstehung der Saugröhren bei *Dendrocometes paradoxus.* (*Zool. Anz.* Bd. XIV.)

*1895. — Studya nad Pierwotniakami okolic Warszawy. (*Pamietnik Fizycograficzny*, 1895, p. 97.)
*1860. Engelmann (Th. W.). Ueber die Fortpflanzung von *Epistylis crassicollis*, etc. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. X.)
*1862. — Zur Naturgeschichte der Infusorien. (*Ibid.* Bd. XI.)
*1876. — Über Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien. (*Morph. Jahrb.* Bd. I.)
*1878 *a*. — Über Gasentwicklung im Protoplasma lebender Protozoen. (*Zool. Anz.* Bd. I.)
1878 *b*. — Zur Physiologie der contractilen Vacuole der Infusionsthiere. (*Ibid.* Bd. I.)
1907. Enriques (P.). La coniugazione ed il differenziamento sessuale negli Infusori I. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. IX.)
1908 *a*. — Die Konjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien II. (*Ibid.* Bd. XII.)
1908 *b*. — Sulla Morphologia e la Sistematica del genere Colpoda. (*Arch. Zool. exp.* [4]. Vol. VIII. N. et R., n° 1.)
*1876. Entz (G.). Die Infusorienfauna Salzseen zu Thorda und Szasmosfalva. (*Jahrb. der* 18 *Wandersamml. ungar. Aertzte und Naturf.*).
1878. — Gasentwicklung in Protoplasma der Protozoen. (*Zool. Anz.* Bd. I.)
*1879. — Ueber einige Infusorien des Salzteiches Szasmosfalva. (*Termész. Füzetek.* Bd. III.)
1882. — Beiträge zur Kenntnis der Infusorien. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XXXVIII.)
*1884. — Ueber Infusorien des Golfes von Neapel. (*Mitth. d. Zool. Stat. Neapel.* Bd. V.)
1885. — Zur näheren Kenntnis der Tintinniden. (*Mitth. d. Zool. Stat. Neapel.* Bd. VI.)
*1888. — Studien über Protisten Bd. I. (Budapest.)
*1896. — *Fauna regni Hungariae : Cælenterata, Protozoa.* (Budapest.).
*1901. — Die Fauna der continentalen Kochsalzwässer. (*Math. u. natw. Ber. aus Ungarn.* Bd. XIX), paru en **1904**.
*1901 *b*. — Einiges über das variiren der Infusorien. (*Ibid.* Bd. XIX), paru en **1904**.
1902. — [Sur quelques Infusoires de Patagonie] (en hongrois). (*Mat. term. Ert.* Budapest, XX.).
*1903. — Über einige patagonische Protozoen. (*Math. u. natw. Ber. aus Ungarn.* Bd. XXI), paru en **1907** ; trad. allemande du précédent.
1909. Entz (G.) *junior*. Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XV.)
1890. Erlanger (R. von). Zur Kenntnis einiger Infusorien. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XLIX.)
1888. Fabre-Domergue. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires ciliés. (*Ann. Sc. nat. Zool.* T. V.)
1904 *a*. Fauré-Fremiet (E.). Sur la structure du protoplasma chez les *Vorticellidae*. (*C. R. Soc. biol.* 7. V, 1904.)

1904 *b*. — Sur la structure du protoplasma chez les Infusoires ciliés. (*C. R. Soc. biol.* 16. VII. 1904.)
1904 *c*. — L'appareil fixateur chez les Discotriches et ses indications au point de vue de la phylogenèse. (*Ibid.* 26. XI. 1904.)
1904 *d*. — Sur la formation et la structure de la coque des *Vaginicolinae*. (*Ibid.* 10. XII. 1904.)
1904 *e*. — Sur l'appareil contractile des *Vorticellidae*. (*Ibid.* 17. XII. 1904.)
1905 *a*. — La structure de l'appareil fixateur chez les *Vorticellidae*. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. VII.)
1905 *b*. — Sur l'organisation de la *Campanella umbellaria*. (*C. R. Soc. biol.* 4. II. 1905.)
1905 *c*. — Les membranes périvacuolaires chez les Infusoires Ciliés. (*Ibid.* 1. IV. 1905.)
1905 *d*. — Sur la structure du macronucléus chez les *Vorticellidae*.(*Ibid.* 1. IV. 1905.)
1905 *e*. — Sur une variation expérimentale de la *Vorticella microstoma*. (*Ibid.* 11. XI. 1905.)
1905 *f*. — La structure intime du protoplasma chez les Protozoaires. (*Ibid.* 9. XII. 1905.)
1905 *g*. — Sur la structure du protoplasme chez les Protozoaires. (*Ibid.* 23. XII. 1905.)
1905 *h*. — La théorie sphérulaire et la structure du noyau. (*Ibid.* 23. XII. 1905.)
1906 *a*. — Le *Glaucoma pyriformis* et l'organisation de la substance vivante. (*C. R. Ass. Anat. Nancy*, 8e réunion, 1906.)
1906 *b*. — A propos de la structure du protoplasma chez les Protozoaires. (*C. R. Soc. biol.* 24. II. 1906.)
1906 *c*. — Sur une nouvelle Vorticellide, *Opisthonecta Henneguyi*. (*Ibid.* 26. V. 1906.)
1907 *a*. — Structure de l'appareil basilaire des *Opercularia*. (*Ibid.* 16. II. 1907.)
1907 *b*. — Mitochondries et sphéroplastes chez les Infusoires Ciliés. (*Ibid.* 23. III. 1907.)
1907 *c*. — L'organisation de l'*Opercularia notonectae*, etc. (*C. R. Ass. Anat. Nancy ;* 9e réunion 1907.)
1909. — Sur un cas de symbiose présenté par un Infusoire cilié. (*C. R. Soc. biol.* 10. VII. 1909.)
1910 *a*. — Etude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. (*Arch. Anat. Microsc.* Vol. XI.)
*1910 *b*. — La fixation chez les Infusoires Ciliés. (*Bull. Sc. France et Belg.* T. XLIV.)
1910 *c*. — *Le Mycterothrix tuamotuensis* (Balbiani). (*Arch. für Protistenk.* XX.)
1910 *d*. — Appareil nucléaire, chromidies, mitochondries. (*Ibid.* XXI.)
*1910. Filipjev (J.). Zur Organisation von *Tokophrya quadripartita*. (Cl.-L.) (*Arch. fur Protistenk.* Bd. XXI.)
*1899. Florentin (R.). Etudes sur la faune des mares salées de Lorraine. (*Ann. Sc. Nat. Zool.* [8] Vol. X) et (Thèses, Nancy 1899).
*1845. Focke. Andeutungen über Ergebnisse seiner ferneren Untersuchungen über

polyg. Infusorien. (*Amtl. Bericht der 22 Versamml. deutsch. Naturf. u. Aertzte* Bremen, 1845. II, p. 110.)

*1887. Forel (F. A.). Les Microorganismes pélagiques des lacs de la région subalpine. (*Rev. sc. Paris*, 1887, T. 39 ; *Bull. soc. Vaud. Lausanne*, 1888. T. 23.)

*1877-78. Fraipont (J.). Recherches sur les Acinétiens de la côte d'Ostende. (*Bull. Ac. Belg.*, 2e série, 1877. T. 44, no 12 ; 1878. T. 45, nos 3 et 4.)

*1892. Frenzel. (G.). Ueber einige merkwürdige Protozoen Argentiniens. (*Z. f. w. Z.*, 1892. T. LIII.)

*1894 Fric et Vavra. Untersuchungen über Fauna der Gewässer Böhmens. (*Arch. f. naturw. Landesdurchforsch. v. Böhmem.* T. IX, no 2, p. 41.)

*1874. Fromentel (E. de). Etudes sur les Microzoaires. Paris.

1907. Goldschmidt (R.). Lebensgeschichte der Mastigamœben : *Mastigella vitrea* n. sp. und *Mastigina setosa* n. sp. (*Arch. f. Protistenk.* Suppl. Bd. I.)

1910. Gonder (R.). Ein Parasit von Colpoda cucullus. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XVIII.)

*1886. Gourret et Rœser. Les Protozoaires du vieux port de Marseille. (*Arch. Zool. exp.* [2]. Vol. IV.)

*1888. — Contribution de l'étude des Protozoaires de la Corse. (*Arch. biol.* T. VIII.)

*1868. Greeff (R.). Beobachtungen über Fortpflanzung von Infusorien. (*Sitzb. niederrhein. Ges. Bonn.* 1868, p. 90.)

*1888. — Studien über Protozoen. (*Sitzb. d. Ges. Natw. Marburg.* 1888, p. 134.)

*1886. Grenfell (J-G.). Temporary encystment among Infusoria. (*Science-gossip.* 1886, p. 31-33.)

1896. Greenwood (M.). The Macronucleus of *Carchesium.* (*Journ. Physiol.* Vol. XX.)

*1876. Grimm (O.-A.). La Mer Caspienne et sa faune (en russe), 1re partie, St-Petersbourg, 1876. (Suppl. aux « *Travaux Soc. natur. St-Pétersbourg.* »)

*1879. Gruber (A.). Kleine Beiträge zur Kenntnis der Protozoen. (*Ber. d. naturf. Ges. Freiburg i. B.* VII.)

1884 *a.* Ueber Kern und Kerntheilung bei den Protozoen. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XL.)

*1884 *b.* — Die Protozoen des Hafens von Genua. (*Nov. Act.-Acad. C. L. C. N. Cur.* T. XLVI, p. 475.)

*1888. — Enumerazione dei Protozoi raccolti nel porto di Genova. (*Res ligusticae*, no 4 ; *Ann. d. Mus. civ. Stor. nat. Genova.* Vol. V.)

*1866. Hæckel (E.). Generelle Morphologie.

*1878. — Das Protistenreich. Leipzig.

1862. — Die Radiolarien. (*Rhizopoda radiaria*). Berlin, 1862.

1895. Hæcker (V.). Die Vorstadien der Eireifung. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XLV.)

*1880. Haller (G.). Beiträge zur Kenntnis der « Læmodipodes filiformes ». (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XXXIII.)

*1881. Hartog (M.). On an undescribed Acinetan. (*Proc. of the Manchester lit. a. phil. soc.* Vol. XIX.

*1901. — Notes on Suctoria. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. I.)

*1906. — Suctoria. (*The Cambridge natural History, Zoologie.* Vol. I.)

1907. Heidenhain (M.). Plasma und Zelle, Abth. I. Liefg. 1. (*Jena-Fischer.* 1907.)

*1911. — Plasma und Zelle, Abth I, Lief. 2. (*Ibid.*)
1896. Henneguy (L. F.). Leçons sur la Cellule. Paris.
*1876. Hertwig (R.) Über *Podophrya gemmipara*. (*Morph. Iahrb.* Bd. I.) Publié aussi à part sous le titre: Beiträge zur Kenntnis der Acineten. Leipzig, 1875.)
1900 Hescheler (K.). *Mollusca* (in Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen Thiere. Lef. 1.)
*1900. Hickson (S. J.). The nuclei of *Dendrocometes*. (Rep. 70 th. Meet. brit. Ass. adr. sc. Bradfort, p. 784.)
*1903. — *Infusoria* (in Ray Lankester. Treatase of Zoology. 2e édit. Vol. I (2). *Protozoa.*)
*1909. — The Suctoria (Presidential adress.). (*Ann. Rep. a. Trans. Manchester Microsc. soc.* 1908.)
*1910. — The origin of Sex (Presidential adress.) (*Ibid.* 1909.)
*1902 Hickson (S. J.) et Wadsworth (J. T.). *Dendrocometes paradoxus* Part. I. Conjugation. (*Quart. Journ. of micr. Sc.* [N. S.]. Vol. XLV.)
*1908. — et — Structure of *Dendrosoma radians*. (*Nature*, London. Vol. LXXVIII.)
*1909. — et — *Dendrosoma radians* Ehrg. (*Quart. Journ. of. micr. Sc.* [N. S.] Vol. LIV.)
*1873. Hincks (Th.). On the Protozoon *Ophryodendron abietinum*. (*Quart. Journ. of micr. Sc.* [N. S.]. Vol. XIII)
*1891. Holt. (E. W. L.). Additions to the invertebrate fauna of St-Andrews Bay. (*Ann. Mag. nat. Hist.* [6]. Vol. VIII., p. 182.)
*1909. Honigmann (H.). Beiträge zur Kenntniss des Süswassers planktons. (*Abh. Ber. Mus. Nat. Heimat. nat. ver. Magdeburg.* Bd. II.)
1899. Hoyer (H.). Uber das Verhalten der Kerne bei der Conjugation des Infusors *Colpidium colpoda*. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LIV.)
1897. Huie (L.). Changes in the Cell-organs of *Drosera rotundifolia*, produced by feeding with Eggalbumen. (*Quart. Journ. Micr. Sc.* [N. S.]. Vol. XXXIX.)
1897. Ikeno (S.). Vorlaüfige Mittheilung über die Spermatozoïden bei *Cycas*. (*Bot. Centralblatt.* Bd. LXIX.)
1898. — Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtsorgane... bei *Cycas*. (*Jahrb. f. wiss. Botanik.* Bd. XXXII.)
*1883. Imhof (O.-E.). Studien zur Kenntnis der pelagischen Faunen der Schweizerseen. (*Zool. Anz.* Bd. VI.)
*1884. — Resultate meiner Studien über pelagischen Faunen kleineren und grösseren Süsswasserbecken der Schweiz. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XL.)
*1885. — Weitere Mittheilungen über pelagische und tiefseefauna der Süsswasserbecken. (*Zool. Anz.* Bd. VIII.)
*1890. — Notizen über die pelagische Thierwelt. (*Zool. Anz.* Bd. XIII.)
*1896. Ishikawa (C.). Uber eine in Misaki vorkommende Art von *Ephelota* und über ihre Sporenbildung. (*Journ. Coll. of. Sc. of. Japan* Tokyo. Bd. X.)
1909. Iwanowsky (T.). *Cothurnia ligiae* Cuénot, essai protistologique. (*Trav. Soc. nat. St-Pétersbourg.* Vol. XXXIX, fasc. 2 (1re partie.)
*1906. Izquierdo (V.). Ensayo sobre los Protozoos de las aquas dulces de Chile. *Santiago*, **1906**, 228 p. et 14 Pl.)

*1899. Jennings (H.-S.). A report of work on the Protozoa of Lake Erié. (*Bull. U. S. Fish. comm.* Vol. XIX.)

1910. Kazanzeff (W.). Zur Kenntnis von *Loxodes rostrum.* (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XX.)

*1885. Kellicott (D.-S.). Freshwater Infusoria. (*Proc. Am. Soc. Mic.* 8th. Ann. Meet., p. 38); (*J. R. Mic. soc.* [2]. Vol. VI, p. 634.)

*1886 — (In *The Microscope.* Vol. VI, et analyse dans *J. R. Micr. Soc.* [2]. Vol. VI.)

*1887. — New Infusoria. (*The Microscope.* Vol. VII et analyse dans *J. R. Micr.. Soc.* [2]. Vol. VII).

*1880. Kent (S.). Notes on marine Infusoria. (*Trans. Birmingham N. Hist. Soc.* 1880 ; *Midland Naturalist.* Vol. III.)

*1880-82. — Manual of Infusoria (3 vol. London.)

*1888. Keppen (N.). [Observations sur les Infusoires tentaculifères] (en russe). (*Mém. Soc. nat.* Odessa. Vol. XIII, p. 1 à 75) et note complémentaire : [Sur les sphères embryonnaires de *Podophrya quadripartita*]. (*Ibid.*, p. 205.)

1894. — (= Kœppen). *Amoebophrya sticholonche.* (*Zool. Anz.* Bd. XVII.)

1910 *a.* Khainsky (A.). Zur Morphologie und Physiologie einiger Infusorien. (Paramæcium caudatum)... (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XXI.)

1910 *b.* — Untersuchungen über Arcellen. (*Ibid.* Bd. XXI.)

*1887. Kirk (T.-W.). New Infusoria of Zealand. (*Ann. Mag. nat. hist.* [5]. Vol. XIX.)

*1876. Koch (G. von). Zwei Acineten auf *Plumularia setacea* Ellis. (Iéna, 1876.)

*1894. Kofoid (Ch.-A.). A report upon Protozoa observed in Lake Michigan during the Summer 1894. (*Michigan Fisch. Comm.* Bull. nº 6.)

*1908. — The Plankton of the Illinois River. Part. II. (*Bull. of Ill. State Lab. of Nat. hist.* Vol. VIII, art. 1. Mai 1908.)

1902. Kölsch (K.). Untersuchungen über Zerfliessungserscheinungen der ciliaten. Infusorien. (*Zool. Iahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog.* Bd. XVI.)

*1906. Koltzoff (N.-K.). Die Spermien der Dekapoden. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LXVII.)

1884. Künstler (J.). *Nyctotherus Duboisii.* (*Journ. de Micr.* 1884.)

1888. — Les éléments vésiculaires du protoplasme chez les Protozoaires. (*C. R. Acad. Sc. Paris.* T. CVI.)

*1855. Lachmann (J.). De Infusorium in primis vorticellarum structura. (*Thèse latine.* Berlin.)

*1856. — Ueber die Organisation der Infusorien. (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*). Traduction du précédent.

*1859 *a.* — Parasiten des Brunnen-Flohkrebses. (*Sitz. ber. niederrh. Ges. Bonn.*, Bd. XVI.)

*1859 *b.* — Ueber contractile Blasen bei Infusorien. (*Verh. Naturhist. Ver. preuss. Rheinlande.* Bd. XVI.)

*1859 *c.* — Neue Infusorien. (*Ibid.* Bd. XVI.)

*1901. Lang (A.). Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosenthiere. Lief. II. *Protozoa* (Iéna.)

*1901. Lauterborn (R.). Die « sapropelische » Lebewelt. (*Zool. Anz* Bd. XXIV.).

*1908. — Protozoenstudien. V. Zur Kenntnis einiger Rhizopoden und Infusorien aus dem Gebiet des Oberrheins. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XC.)

1908 LEBEDEW (W.). Ueber *Trachelocerea phœnicopterus*, ein marines Infusor. (*Arch. f Protistenk.* Bd. XIII.)

1902. LÉGER (L.). Bactéries parasites des larves de Chironome. (*C. R. Acad. Sc. Paris.* T. CXXXIV.)

1899. LÉGER et DUBOSCQ. Notes biologiques sur les Grillons. II. Cristalloïdes intranucléaires (*Arch. Zool. exp.* [3] T. VII. N. et R. n° 3).

1904 *a*. — et — Notes sur les Infusoires endoparasites. II. *Anoplophrya Brasili* (*Ibid.* [4]. T. II.)

1904 *b*. — et — Nouvelles recherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal des Trachéates. (*Arch. für Protistenk.* Bd. IV.)

1909 *a*. — et — Etude sur la sexualité chez les Grégarines. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XVII.)

1909 *b*. — et — Note sur une Microsporidie nouvelle parasite d'une Grégarine. (*C. R. Acad. Sc. Paris,* 15 mars 1909.)

1909 *c*. — et — *Perezia lankesteriae* n. g., n. sp. microsporidie parasite de *Lankesteria ascidiae* (Ray-Lank.). (*Arch. Zool. exp.* (5) T. I., N. et R. n° 3).

1910. — et — *Selenococcidium intermedium* LEG. et DUB. et la systématique des Sporozoaires. (*Arch. Zool exp.* [5]. T. V.)

*1874. LEIDY (J.). Notice on some fresh-water Infusoria. (*Proc. Ac. nat. Sc. of. Philadelphia.* 1874.)

*1880. LEVICK. On *Dendrosoma radians*. (*Trans. Birmingham Nat. Hist. Soc.* 1880 ; *Midland Natural.* 1881, T. III.)

*1902. LEYDIG. *Horæ zoologicæ* (posthume). (Jena. Fischer.)

1904. LOEWENTHAL (W.). Das Auftreten eines Mikronukleus-artigen Gebildes bei *Opalina ranarum*. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. III.)

1904. LOHMANN (H.). Eier und sogenannte Cysten der Plankton-Expedition. (*Erg. d. Plankton-Exped-Humboldt stift.* Bd. IV. N.)

1908. LUTZ et SPLENDORE (A. et A.). Ueber Pebrine und verwandte Mikrosporidien ; 2 mitth. (*Centralbl. Bakt. Iéna.* Abth. I. Bd. XLVI.)

1903. MAIER (H.). Uber den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. II.)

*1909 *a*. MARTIN (C.-H.). Some observations on Acinetaria. I. The « Tinctin-Körper » of Acinetaria and the Conjugation of *Acineta papillifera*. (*Quart. Journ. of Micr. Sc.* Vol. LIII.)

*1909 *b*. — *Id.* II. The life cycle of *Tachyblaston ephelotensis*. (*Ibid.* Vol. LIII.)

*1909 *c*. — *Id.* III. The dimorphism of *Ophryodendron*. (*Ibid.* Vol. LIII.)

*1886-87. MASKELL. On the freshwater Infusoria of the Wellington District. (*Trans. New Zealand Instit.* Vol. XIX et XX.)

*1876. MAUPAS (E.). Sur l'organisation et le passage à l'état mobile de la *Podophrya fixa*. (*Arch. Zool. exp.* [1] T. V.)

*1881. — Contribution à l'étude des Acinétiens. (*Ibid.* [1]. T. IX.)

*1882 — Sur les Suctociliés de M. Merejkovsky (*C R. Acad. Sc.* Paris. T. XCV., p. 1381.)

*1883 *a.* — Deuxième note sur les Suctociliés. (*Ibid.* T. XCVI, p. 516.)
*1883 *b.* — Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés, (*Arch. Zool. exp.* [2]. T. I.)
*1889. — Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. (*Ibid.* [2]. T. VII.)
1910. Maziarsky (St.). Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires. (*Arch. f. Zellforsch.* Bd. IV.)
1911. — Recherches cytologiques sur les phénomènes sécrétoires dans les glandes filières des larves de Lépidoptères. (*Ibid.* Bd. VI.)
*1879. Mereschkowsky (C.). Studien über Protozoen des Nördlichen Russlands. (*Arch. f. Mikr. Anat.* Bd. XVI.)
*1880. — « Matériaux pour la faune de la mer Noire » (en russe). (*Trav. Soc. Nat. St. Petersbourg.* Vol. VIII.)
*1811. — On some new or little known Infusoria. (*Ann. Mag. Nat. Hist.* Vol. VII.)
*1882. — Les Suctociliés. (*C. R. Acad. Sc. Paris.* T. XCV, p. 1232.)
*1883 — Sur les Infusoires Suctociliés. (*Ibid.* T. XCVI, p. 276.)
1909. Metcalf (M.-M.). *Opalina.* Its Anatomy and Reproduction, etc. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XIII.)
*1864. Metschnikoff (E.). (= Mecznikow). Ueber die Gattung *Sphoerophrya.* (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*)
1885. — Zur Streitfrage über *Erythropsis agilis.* (*Zool. Anz.* Bd. VIII.)
*1892. — Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation (p. 27). Paris.
*1910. Meunier (A.). Microplankton des mers de Barents et de Kara. (*in* : Duc d'Orléans. *Campagne arctique de* 1907. Bruxelles ; Ch. Bulens.)
1897. Meves (Fr.). Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XLVIII.)
1902. — Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, etc. (*Ibid.* Bd. LXI.)
1900. Migula (W.). Bakterien (*in* Engler und Prandtl : *Die naturlichen Pflanzenfamilien.* Bd. I. Abth. 1.)
*1886-87. Milne (W.). On a new tentaculiferous Protozoon. (*Proc. phil. Soc. Glasgow.* T. XVIII, p. 48.)
1903. Mitrophanow (P.). Nouvelles recherches sur l'appareil nucléaire des Paramécies. (*Arch. Zool. exp.* [4]. T. I.)
*1888. Moebius (K.). Bruchstücke einer Infusorienfauna der Kielerbucht. (*Arch. f. Naturgeschichte.* Bd. LIV.)
*1889. Moniez (R.). Faune des eaux souterraines du département du Nord et en particulier de la ville de Lille. (*Rev. biol. du N. de la France.* T. I.)
1908 Moroff (Th.). Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten, etc. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XI.)
1903. Mrazek (Al.). Ueber eine neue polypharyngeale Planarienart aus Montenegro. (Sitz. ber. kgl. böhm Ges. d. Wiss. [Math. Naturw. Classe.] nº XXXIII.)
*1786. Müller (O.-F.). *Animalcula Infusoria* (Hafniæ et Lipsiæ, 1786.)
1898-1901. Müller (O.). Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariæen. (*Ber. d. deutsch. Botan. Ges.* Bd. XVI-XIX.)

1911. Nägler (K.). Caryosom und Centriol beim Theilungsvorgang von *Chilodon uncinatus*. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XXIV.)

1907. Neresheimer (E.). Die Fortpflanzung der Opalinen. (*Arch. f. Protistenk.* Suppl. Bd. I.)

1908 *a*. — Der Zeugungskreis des *Ichthyophthirius*. (*Ber. d. Kgl. bayr. Versuchstation in München*. Bd. I.)

1908 *b*. — Die Mesozoen. (*Zool. Centralbl.* Bd. XV.).

1909-11. Neumann (G.). *Tunicata* (Mantelthiere) *in :* Bronn's *Klassen u. Ord. des Thierreichs ;* (Bd. III, suppl. 2 Abth. u. 7 Lief.)

1905. Nirenstein (E.). Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten. (*Zeitschr. f. allg. Physiol.* Vol. V.)

*1888. Nutting (C.). Description of supposed new species of Acinetan. (*Amer. Nat.* T. XXII.)

*1766 Pallas (P.-S.). *Elenchus Zoophytorum sist. gener.* Hagae-comitat. 1766.)

*1899. Paravicini (G.). Protisti delle acque di Castelmarte. (*Boll. Sc. Pavia.* Anno XXI.)

*1882. Parietti (E.). Intorno ai Protisti della Valtravaglia. (*Boll. Sc. Pavia.* T. IV.)

*1880. Parona (C.). Delle Acinetine in generale e di una nuova forma. (*Boll. Sc. Pavia.* T. II). (*Arch. sc. phys. nat.* Genève, 1881. [3]. T. V.)

*1881. — Acineta dibdalteria. (*Arch. Sc. phys. nat. Genève.* [3]. T. V.)

*1882 *a*. — I protisti della Sardegna. (*Boll. Sc. Pavia.* T. IV.)

*1882 *b*. — Di alcuni nuovi protisti. (*Atti Soc. Ital. Sc. N. Milano.* T. XXVI.)

*1883 *a*. — Diagnosi di alcuni nuovi Protisti. (*Boll. Sc. Pavia*, T. V.)

*1883 *b*. — Essai d'une protistologie de la Sardaigne. (*Arch. Sc. phys. nat.* Genève, 1883. T. X.)

*1884. — Materiali per la fauna dell isola di Sardegna. (*Boll. Sc. Pavia.* T. VI.)

1905. Pavillard (J.). Recherches sur la flore pélagique (Phytoplankton) de l'Etang de Thau. (*Travaux de l'Institut de Zool. Montpellier et Stat. Cette.* S. M., nº 2.)

1890. Pénard (E.). Etudes sur les Rhizopodes d'eau douce. (*Mem. Soc. phys. nat. Genève.* T. XXXI, nº 2.)

1897. — Sur un Héliozoaire nageur, *Myriophrys paradoxa*. (*Arch. sc. phys. et nat.* T. IV.)

1904 — Les Héliozoaires d'eau douce. (Genève, Kündig, in-4º.)

*1903 Pérez (Ch.). Sur un Acinétien nouveau : *Lernæophrya capitata* n. g. n. sp. trouvé sur le *Cordylophora lacustris*. (*C. R. Soc. biol.* Paris, T. LV.)

*1852. Perty (M.). Zur Kentniss kleinster Lebensformen, (Berne).

*1886 Plate (L.). Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des *Gammarus pulex* lebenden Ektoparasiten. (*Zeitschr. f. wiss Zool.* Bd. XLIII.)

*1888. — Studien über Protozoen. (*Zool. Iahrb., Abth. f. Anat.* Bd. III.)

1908. Popoff (M.). Die Gametenbildung und die Konjugation von *Carchesium polypinum*. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXXXIX.)

1906. Prandtl (K.). Die Konjugation von *Didinium nasutum*. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. VII.)

1906. Prenant, Bouin et Maillard. Traité d'Histologie. T. I. Cytologie générale et spéciale. Paris (Schleicher.)

1861. PRITCHARD. History of the Infusoria. (London, in 8°)

*1899. PROWAZEK (S. VON). Protozoenstudien ; I. *Bursaria truncatella* und ihre Conjugation. (*Arb. a. d. Zool. Inst. Wien.* Bd. XI.)

*1900. — Beobachtungen an Seewasser-Acineten. (*Naturw. Wochenschrift.* Bd. XV. n° 38.)

1901. — Notizen über Protozoen. (*Zool. Anz.* Bd. XXIV.)

1903. — Flagellatenstudien. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. II.)

1904. — Der Encystierungsvorgang bei *Dileptus.* (*Ibid.* Bd. III.)

1908. — Zur Lebensgeschichte der *Glaucoma.* (*Zool. Anz.* Bd. XXXIII.)

1909. — Formdimorphismus bei Ciliaten Infusorien. (*Mém. d. Inst. Oswald Cruz.* Rio de Janeiro, T. I.)

1910 *a.* — Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen). (Leipzig und Berlin. Teubner.)

1910 *b.* — Giftwirkung und Protozoenplasma. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XVIII.)

*1904. PUTTER (A.). Die Flimmerbewegung. (*Ergebn. Physiol.* Abth. II, Bd. II.)

*1865. QUENNERSTEDT (A.). Bidrag til sveriges infusorie fauna. (*Acta Universit. Lundensis.* T. II. 1865.)

1897. QUERTON (L.). Du mode de formation des membranes cellulaires. (*Ann. Soc. belge micr.* T. XXII.)

1908. RESCH (I.). Die Kerntheilung und der Depressionzustand bei *Colpidium Colpoda.* (Inaug. Dissert. München).

1888. RHUMBLER (L.). Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XLVI).

1898. — Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. (*Archiv. f. Entwicklungsmech.* Bd. VII.)

*1899. RICHARD (J.). Essai sur les Parasites et les Commensaux des Crustacés. (*Arch. d. Parasitol.*, T. II.)

*1893. RITTER (W. E.). Tunicata of the pacific coast of North America. (*Proc. Calif. Acad. Sc.* [2]. Vol. IV. p. 39.)

*1879. ROBIN (CH.). Mémoire sur la structure et la reproduction de quelques Infusoires. (*Journ. Anat. et Physiol.* T. XV.)

1903. ROHDE (E.). Untersuchungen über den Bau der Zelle ; I. Kern und Kernkörper. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXXIII.)

1894. ROMPEL (J.). *Kentrochona Nebaliae* n. g., n. sp., ...(*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXIII.)

*1907. ROUSSEAU et SHOUTEDEN. Les Acinétiens d'eau douce. (*Annales Biol. lacustre.* T. II.)

*1907. ROUX (Marc le). Recherches biologiques sur le lac d'Annecy. (*Ann. Biol. lacustre.* T. II.)

1905 *a.* RUSSO e DIMAURO. Differenziazioni cytoplasmatische nel *Cryptochilum echini* MAUPAS. (*Boll. Acad. Gioenia Sc. nat. Catania.* fasc. LXXXIV.)

1905 *b.* — Framentazione del Macronucleo nel *Cryptochilum echini* (Maup.), etc. (*Ibid.* Fasc. LXXXIV.)

1905 *c.* — La coniugazione e il ringiovanimento nel *Cryptochilum echini* (Maup.) (*Ibid.* Fasc. LXXXV.)
*1886. Saint-Joseph (Baron de). Les Annélides Polychètes des côtes de Dinard. (*Ann. Sc. Nat. Zool.* [7]. T. I.).
*1895. Sand (R.). Les Acinétiens. (*Ann. Soc. belge Micr.* T. XIX.)
*1896. — Les Acinétiens d'eau douce en Belgique. (*Ibid.* T. XX.)
*1899-1901. — Etude monographique sur le groupe des Infusoires tentaculifères. (*Ibid.* T. XXIV, XXV, XXVI.) (Pagination citée d'après le tirage à part en un volume : Bruxelles, Castaigne, 1901.)
*1904. Schäfer (E.-A.). Theories of Ciliary Movement. (*Anat. Anz.* Bd. XXIV.)
1905. — Models to illustrate Ciliary Action. (*Ibid.* Bd. XXVI.)
1910. Schäffer (A.-A.). Selection of food in *Stentor cocruleus* Ehr. (*Journ. exp. Zool.* Vol. VIII.)
1896 *a.* Schaudinn (F.). Ueber die Copulation von *Actinophrys sol.* (*Sitzungsber. Ak. Wiss. Berl.*).
1896 *b.* — Ueber das Centralkorn der Heliozoen. (*Verh. d. deutschen Zool. Ges.*)
1896 *c.* — *Camptonema nutans.* (*Sitzungsber. Ak. Wiss. Berl.*)
1898. Shaw (W.-R.). Uber die Blepharoplasten bei *Onoclea* und *Marsilia.* (*Ber. d. D. Bot. Ges.* Bd. XVI.)
1887. Schewiakoff (W.). Ueber die karyokinetische Kerntheilung bei *Euglypha alveolata.* (*Morph. Jahrb.* Bd. XIII.)
*1893. — Ueber einige ekto und entoparasitische Protozoen der Cyclopiden. (*Bull. Soc. naturalistes*, Moscou, 1893, n° 1.)
1889. — Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. (*Bibl. Zool.* Heft. V.)
1894. — Ueber die Natur der sogenannten Excretkörner der Infusorien. (*Z. f. w. Z.* T. LXII.)
*1891. Schmeil (O.). Ueber ein an *Cyclops* schmarotzendes Infusor. (*Corresp. Blatter nat. Ver. Sachsen u. Thüringen.*)
*1849. Schmidt (O.). Einige neue Beobachtungen uber Infusorien. (*Froriep's Notiz. f. Natur. u. Heilkunde.*)
*1886. Schneider (Aimé). Fragments sur les Infusoires. (*Tablettes Zool. Poitiers.* T. I.)
*1887. — *Pericometes digitatus.* (*Ibid.* T. II.)
*1803. Schrank (von). *Fauna boica.* (T. III.)
1906. *a.* Schröder (O.). Beiträge zur Kenntnis von *Campanella umbellaria* L. sp. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. VII.)
1906 *b.* — Beiträge zur Kenntnis von *Epistylis plicatilis.* (Ehrbg.) (*Ibid.* Bd. VII.)
1906 *c.* — Beiträge zur Kenntnis von *Vorticella monilata* Tatem. (*Ibid.* Bd. VII.)
*1907. — Die Infusorien der deutschen südpolar-Expedition. (*Ergebn. d. D. Südp. Exp.* Bd. IX.)
*1911. — Eine neue marine Suctorie (*Tokophrya Steueri* n. sp.) aus der Adria. (*Sitzb. Akad. d. Wiss. Wien. Math. Natv. Klasse*, Bd. CXX, 1.)
*1905. Schuberg (A.). Uber Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. VI.)
1896. Schutt (F.). Bacillariales (*Diatomeae*) und Peridiniales (in Engler und Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien.*)

1905. Schweier (A.). Uber den Bau und die Vermehrung der *Tintinnodea*. (*Soc. Imp. Natural. St. Pétersbourg*. T. XXXV.)

*1845. Siebold. (Th. von). Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.

*1851. — Ueber die Conjugation der *Diplozoon paradoxum*. (*Z. f. w. Z.* T. III.)

*1889. Simmons (J.). Note on a species of *Podophrya* found in Calcutta. (*Am. Monthly Micr. journ.* T. X.)

1864. Slack (H. J.). A supposed new Acineta. (*Intell. Osberver*. T. V.)

1910. Staniewicz. Etude expérimentale sur la digestion de la graisse dans les Infusoires Ciliés. (*Bull. Ac. Sc. Cracovie*. [Sc. Nat.], « Bull. Internat. » Avril 1910.)

1910. Stauffacher (H.). Beiträge zur Kenntnis der Kernstructuren. *f.* (*Zeits. wiss. Zool.*, Leipzig. Bd. XCVI.)

*1849. Stein (F.). Untersuchungen über die Entwicklung der Infusorien. (*Arch. f. Naturgesch.* T. I.)

*1851. — Neue Beiträge zur Kentniss der Infusionsthiere (*Z. f. w. Z.* T. III.)

*1854. — Die Infusionsthiere auf ihre Entwickelungsgeschichte untersucht. (Leipzig, 1854.)

*1859 *a*. — Einige seiner neuesten Entdeckungen in Infusorienkunde. (*Sitzber. d. K. böhm. Ges.*).

*1859 *b*. — Der Organismus der Infusionsthiere. I Abt. (Hypotrichen.) Leipzig. Engelmann. 1859.

*1867. — *Idem*. II. Abt. (Heterotrichen.) *Ibid*. 1867.

*1878. — *Idem*. III Abt. (Flagellaten). *Ibid*. 1878.

1903. Stevens (N.-M.). Further studies on the ciliate Infusoria *Licnophora* and *Boveria*. (*Arch. f.Protistenk*. Bd. III.)

*1885 *a*. Stokes (A.-C.). Notice of new fresh-water Infusoria. (*Amer. Monthly Micr. J.* 1885. T. VI.)

*1885 *b*. — Some new Infusoria. (*Ann. Mag. Nat. Hist.* T. XV, 5e série.)

*1886-88. — A preliminary contribution toward a history of fresh-water Infusoria of U. S. (*Journ. Trenton Nat. Hist. Soc.* T. I.)

*1886. — Notices of new fresh-water Infusoria. (*Proc. Am. Phil. Soc.* T. XXIII.)

*1887. — Notices of new fresh water Infusoria. (*Ibid*. T. XXIV.)

*1891. — Notices of new Infusoria from the fresh-waters of the United States. (*J.-Roy. Micr. Soc.*)

*1894. — Notices of presumably undescribed Infusoria. (*Proc. Am. Phil. Soc.* T. XXXIII.)

1876. Strasburger (E.). Studien über Protoplasma. (Iéna 1876.)

*1908. Swarczewsky (B.). Ueber die Knospenbildung der *Acineta gelatinosa* Buck. (*Biol. Centralbl.* Bd. XXVIII.)

1912. — Les Chromidies des Protozoaires et leurs rapports avec l'hypothèse du dualisme chromatique (en russe). (*Mém. Soc. Natur. Kiew*. T. XXII.)

1905. Thon (K.). Uber den feineren Bau von *Didinium nasutum* O. F. M. (*Arch. f. Protistenk*. Bd. V.)

*1865. Tivadar (Margo). Azalagtani adatok s. a. Brest-Buda ázalagfaunàjànak rövid rendszeres àtnèzete. (*Math. term. ; tud. Közl. M. tud. Akad.* III. Köt. 1865.)

*1879. — Budapestés Környèke állattani tekintetben. Budapest.
*1857. Udekem (d'), Recherches sur le développement des Infusoires. (*Mém. Acad. Belg.* T. XXX.)
*1858. — Mémoires sur les métamorphoses des Vorticelles. (*Journ. Soc. méd. Bruxelles.*)
*1864. — Description des Infusoires de la Belgique. (*Mém. Acad. Belg.* T. XXXIV.)
*1882. Vejdowsky (Fr.). Thierische Organismen der Brunnenwässer von Prag. Prague, 1882.
1905. Versluys (J.). Ueber die Conjugation der Infusorien. (*Biol. Centralbl.* Bd. XXVI.)
1899. Vignon (P.). Sur l'histologie du tube digestif de la larve de *Chironomus plumosus.* (*C. R. Ac. Sc. Paris.* Vol. CXXVIII.)
*1902. Voigt (M.). Einige Ergebnisse aus den Untersuchungen Ost-Holsteinischer Seen. (*Forsch. ber. Stat. Plön.* Bd. IX.)
1897. Weber (J.). The development of the Antherozoids of *Zamia.* (*Bot. Gaz.* Vol. XXIII.)
*1847-8. Weisse (J.-F.). Verzeichniss von 155 in St. Péterbourg beobachteten Infusorienarten. (*Bull. Ac. St. Petersbourg. Cl. Phys.-math.* T. V-VI.)
1911. Woodruff (L.-L.). 2.000 générations of *Paramœcium.* (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XXI.)
*1858-59. Wright (Str.). Description of new Protozoa. (*Edinb. n. phil. Journ.*, Vol. VII et X, n. s.)
*1861 *a.* — On british Protozoa and Zoophytes. (*Ann. Mag. Nat. hist.* T. VIII. [3].)
*1861 *b.* — On *Ophryodendron abietinum.* (*Quart. Journ. Micr. Sc.* T. I. n. s.)
*1878. Wright (P.). Note on *Podophrya gemmipara.* (*Quart. Journ. Micr. Sc.* T. XVIII, n. s.)
*1869. Wrzesniowsky (A.). A suctorial animalcule. (*Acineta tuberosa*). (*Science-gossip.* 1869-70.)
*1877. — Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. (*Z. f. wiss. Zool.* Bd. XXIX.)
*1893. Zacharias (O.). Faunistische und Biologische Beobachtungen am Gr. Plöner See ». (*Forsch. ber. Stat. Plön.* Bd. I.)
*1894. — Beobachtungen am Plankton des Gr. Plöner Sees. (*Ibid.* Bd. II.)
*1897. — Neue Beitrage zur Kenntniss des Süsswasserplanktons. (*Ibid.* Bd. V.)
*1903 *a.* — Zur Kenntniss der niedern Flora und Fauna holsteinscher Moorsumpfe. (*Ibid.* Bd. X.)
*1903 *b.* — Ergänzung zur meiner früheren Beschreibung der *Staurophrya elegans.* (*Ibid.* Bd. X.)
*1866. Zenker (W.). Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. (*Arch. f. mikr. Anat.* T. II.)
1909. Zuelzer (M.). Bau und Entwicklung von *Wagnerella borealis* Mereschk. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XVII.)
1910. — Der Einfluss des Meerwassers auf die pulsierende vacuole. (*Arch. f. Entwicklungsmechanik.* Bd. XXIX).
*1902. Zykoff (W.). Die Protozoen des Potamoplanktons derWolga bei Saratow. (*Zool. Anz.* Bd. XXV.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

FIG. 1 à 9. *Tokophrya cyclopum* (Cl. et L.). Coloration totale à l'hématoxyline ferrique, ou au Krésylblaufuschine-orange, après fixation au Flemming. × 1000.

FIG. 1, 2, 3, 4. Exemplaires plus ou moins déformés par l'émission de 1 à 4 appendices de copulation (« *processus conjugatifs* ») ; en (2), migration du noyau à l'intérieur du prolongement.

FIG. 5 et 6. Exemplaires à deux appendices qui s'appliquent l'un contre l'autre : commencement d'*autozygose*.

FIG. 7. Stade initial d'accouplement ; les deux processus du conjoint de droite s'unissent simultanément à un même appendice latéral du conjoint de gauche ; infléchissement des deux corps sur leur axe pédonculaire. Micronucléi au repos.

FIG. 8. Macronucléus et micronucléus plus grossis (× 2000) empruntés au conjoint de gauche (voir la structure cloisonnée du macronucléus).

FIG. 9. Exemplaire hypertrophique vers la fin du bourgeonnement (peu après la rupture de l'isthme nucléaire). Embryon à noyau dégénératif atrophique ; dans le cytoplasme du parent, à droite du noyau principal uninucléolé, noyau ancien dégénéré montrant deux nucléoles à cavité centrale, et micronucléus (?)

FIG. 10. *Choanophrya infundibulifera* Hartog. × 1000. (Coupe sagittale colorée à l'hématoxyline ferrique, fixation au picro-formol.) Trois tentacules montrant le tube interne. Noyau avec grains pariétaux ; adhérents à la membrane ; on voit dans le cytoplasme de très nombreuses fibrilles musculaires de *Cyclops* à divers stades de digestion.

FIG. 11. *Discophrya Steinii* (Cl. et L.). Très jeune exemplaire à noyau sphérique et plusieurs micronucléi (?) ; une spirale granuleuse autour des tubes internes des suçoirs. × 1300.

FIG. 12. Même espèce ; coupe transversale en « calotte » d'un exemplaire de même taille ou un peu plus âgé, montrant bien à la fois la structure des suçoirs (tubes internes) et celle du tégument. × 1800. Pour cette figure et la précédente, fixation au picro-formol et coloration de Prenant.

FIG. 13 et 14. *Podophrya fixa* (O. F. Müller). Kystes à contenu divisé, soit en deux, soit en quatre, et sortie des produits. × 1000 (*in vivo*).

FIG. 15 et 16. *Acineta papillifera* Keppen. Début du bourgeonnement ; deux coupes de cavité embryonnaire par le grand axe de l'embryon, la première seule passant par le col d'invagination, l'autre n'en laissant voir qu'une très faible partie. Fixation au Flemming, coloration à l'hématoxyline ferrique × 1000.

FIG. 17. *Dendrosomides paguri* Collin. Extrémité d'un bras avec ramification nucléaire, une des vacuoles contractiles et cinq faisceaux de suçoirs ; structure fine de ces derniers et « collier de perles » sidérophile à l'endroit du chiasma. Fixation au Zenker, coloration sur coupes à l'hématoxyline ferrique × 1000.

FIG. 18 à 21. *Dendrocometes paradoxus* Stein. × 1000. (Fixation au picro-formol, coloration à l'hématoxyline ferrique ou au Mann, sur coupes) — Tégument très colorable à la face supérieure, beaucoup plus mince à la face inférieure : j'ai représenté au-dessous la cuticule branchiale de l'hôte.

FIG. 18. Face inférieure détachée par suite de la rétraction ; cavité embryonnaire.

FIG. 19. Noyau imparfaitement fixé, montrant sa membrane isolée et des grains chromatiques adhérents.

FIG. 20. Ex-conjugué à noyau ancien rubané-fibrillaire et rameux ; dans la région centrale du corps, cinq micronucléi et un noyau de remplacement.

FIG. 21. Ex-conjugué avec fragments de noyau ancien (les deux plus gros fusiformes et fibreux) et, à droite, deux noyaux de remplacement.

PLANCHE II

FIG. 22 à 30. *Acineta papillifera* Keppen. (Coloration sur coupes à l'hématoxyline ferrique, après fixation au Flemming ou Zenker ; sauf la figure 26 : coloration totale au carmin boracique).

FIG. 22-23. Coupes sagittales non-médianes, passant par l'un des deux faisceaux tentaculaires. Lobe tentaculifère saillant ou rétracté ; à l'intérieur du cytoplasme, inclusions « en cupule ». × 650. (Voir les mêmes sur la figure 35, en haut).

FIG. 24. Coupe sagittale d'un ex-conjugué ancien à noyau très fragmenté (fragments sphériques à *cassures conchoïdes*) et macronucléus jeune *acidophile*, avec alignements sinueux de granules sidérophiles. Tégument crénelé à la face apicale et fente embryonnaire en régression, au contact de vacuole. × 900.

FIG. 25. Coupe sagittale un peu oblique d'un autre ex-conjugué encore plus avancé. Fragments du noyau ancien très petits et vacuolaires : noyau nouveau avec ébauche déjà distincte des *macrosomes* × 900.

FIG. 26. Ex-conjugué entier vu frontalement, avec restes du macronucléus ancien et quatre noyaux de remplacement très jeunes. × 750.

FIG. 27. Exemplaire à trois noyaux (coupe frontale sub-médiane). × 1000.

FIG. 28. Noyau montrant bien la *membrane*, les très fins *microsomes*, les *macrosomes* de formes diverses et à structure vacuolaire. × 1500.

FIG. 29. Noyau ne possédant qu'un seul macrosome rameux, presque tout entier dans la coupe. × 1500.

FIG. 30. Fragments de noyau ancien montrant les diverses structures (conchoïde, trabéculaire, en battant de cloche, etc.) ; toutes images extraites des coupes du même ex-conjugué déjà représenté (fig. 25). ×. 2.200.

FIG. 31 à 34. *Acineta tuberosa* Ehrenberg. Fixation au Flemming chaud ; coloration sur coupes à l'hématoxyline de Heidenhain.

FIG. 31. Coupe oblique d'un exemplaire qui contient un embryon bien développé (à deux faisceaux tentaculaires internes) et, vers le haut, deux *Chytridinées* parasites dont on voit les noyaux disposés tout autour d'une cavité centrale. × 1000.

FIG. 32. Coupe sagittale d'un exemplaire non parasité avec son embryon. × 1000.

FIG. 33. Coupe d'un prolongement tentaculifère presque entièrement dévaginé. (La cavité du tube interne des suçoirs n'est pas mise en évidence.) × 1500.

FIG. 34. Coupe horizontale du corps avec lobe tentaculifère partiellement rétracté ; (les prolongements internes des suçoirs apparaissent nettement comme *tubes*.) × 1800.

FIG. 35 à 39. *Acineta papillifera* Keppen. (Coloration sur coupes à l'hématoxyline ferrique, après fixation au Flemming chaud.)

FIG. 35. Coupe tangentielle de la paroi d'une cavité embryonnaire, montrant les rangs de cils en long, déjà pourvus de leurs grains basaux. × 2000.

FIG. 36. Coupe verticale submédiane, passant par l'axe de l'embryon, mais non point par le col de la cavité maternelle (stade plus jeune que celui des figures 15 et 16, Pl. I). Rangs de cils coupés transversalement et laissant voir leurs grains basaux. Rudiment de la ventouse encore très peu visible (légère dépression sur la gauche) indiquant néanmoins le *pôle basal* de l'embryon. × 2000.

FIG. 37 et 38. Deux stades du bourgeonnement (coupe verticale de l'embryon, dirigée selon son grand axe) montrant bien la hernie du cytoplasme et du noyau et les progrès de l'étranglement. Sur la figure 38, communication évidente de la vacuole contractile avec la cavité embryonnaire. × 1000.

FIG. 39. Coupe transversale du parent, montrant une partie du noyau et les deux faisceaux latéraux de tubes tentaculaires, vus seulement en projection. Au centre est l'embryon, déjà libre dans la cavité interne et vu en coupe frontale. Au pôle apical ébauches des suçoirs ; au pôle basal la ventouse et la sécrétion stylaires.

PLANCHE III

FIG. 40 à 48. *Ephelota gemmipara* (Hertwig). Fixation au liquide de Flemming, coloration sur coupes à l'hématoxyline ferrique. (De même pour les fig. 50 à 53).

FIG. 40. Coupe longitudinale axile d'un exemplaire de moyenne taille au début du bourgeonnement ; trois bourgeons à la face apicale. Structure des tentacules et des appendices préhenseurs à filaments axiles ; deux branches macronucléaires latérales et quatre micronucléi ; dans tout le cytoplasme (surtout la région centrale), nombreuses « enclaves cupuliformes ». × 850.

FIG. 41. Coupe transversale équatoriale. Fer à cheval nucléaire à la périphérie ; dans la région centrale, coupe de trois tubes suceurs et tout autour, filaments axiles nombreux groupés par deux ou trois. Cristalloïdes bacillaires semés dans le cytoplasme. × 1500.

FIG. 42. Coupe longitudinale submédiane d'un très jeune exemplaire. Filaments axiles rectilignes, tendus entre leur insertion basale et le sommet du corps où leur *contraction* produit des poches invaginées. Cristalloïdes bacillaires de très grandes dimensions. × 1500.

FIG. 43. Portion latéro-apicale du corps d'un grand individu. Structure tégumentaire, rameaux macronucléaires, deux vacuoles contractiles et appendices préhenseurs pourvus de deux à trois filaments ; évaginations du corps à leur base (état de pleine extension). × 1800.

FIG. 44. Coupe longitudinale non axile, montrant bien le parcours en *boucle* des filaments sidérophiles, avant d'entrer aux appendices ; trois enclaves en cupule dans la partie basale et cristalloïdes bacillaires, ×. 1500.

FIG. 45. Coupe longitudinale d'un kyste ; persistance de toutes les structures internes (tubes suceurs et fils axiaux) ; rameaux macronucléaires et cinq micronucléi. Collier sidérophile au point d'insertion du kyste sur la gaine du pédoncule. × 600.

Fig. 46. Cupule basale du style d'un très jeune exemplaire, avec plissements radiaires d'origine inconnue. × 2000. (anormal).

Fig. 47. Fragment de style en coupe oblique. Substance corticale et substance médullaire isolées par rétraction. Structure de la gelée axile ; pellicule recouverte de nombreux micrococques. × 1500.

Fig. 48. Coupe sagittale médiane d'un embryon abortif (« *bourgeons tentaculés* » de Robin). Sur la droite, rudiment de la ventouse ventrale et de la sécrétion stylaire ; plus haut, coupe transversale oblique des ceintures vibratiles (grains basaux). × 1500.

Fig. 49. *Hypocoma acinetarum* Collin. Coupe transversale médiane, montrant les *myonèmes* ventraux, la section des deux branches du *noyau* en fer-à-cheval (avec gros nucléoles) et au centre un volumineux globule de nutrition (« *bol alimentaire* ») × 1500. En même temps que l'animal a été figuré l'abri gélatineux qu'il produit au-dessus de lui sur la loge des Acinètes.

Fig. 50 à 53. *Ephelota gemmipara* (Hertwig). Diverses figures relatives à la conjugaison.

Fig. 50. Couple triple enkysté, à deux mâles, l'un et l'autre en position dite « superposée » par rapport à la femelle (macrogamète). Sur les faces en contact, fuseaux micronucléaires nombreux et ramaux macronucléaires traversant la limite (*pseudo-copulation ?*) × 500.

Fig. 51. Deux fuseaux de taille réduite (*noyaux gamètes !*) se trouvant en présence de part et d'autre de la membrane qui sépare les conjugués. × 2200.

Fig. 52 et 53. Deux coupes successives de la région limite entre les conjugués (même couple que la figure 50) montrant des micronucléi à tous les stades de la mitose (numérotés de 1 à 12). × 2200.

PLANCHE IV

Fig. 54. *Paracineta patula* (Cl. et L.). Structure du tégument, tubes internes des suçoirs, noyau à gros nucléoles ; appareil de flexion au contact de la loge et du pédoncule. × 1000.

Fig. 55 à 58. *Pseudogemma Fraiponti* Collin, fixés sur le dôme apical de *Paracineta patula*. (Le style des parasites traverse le tégument alvéolaire de l'hôte pour s'implanter dans l'endoplasme ; sur la figure 57, il n'est pas compris dans la coupe).

Fig. 55 et 56. Noyau fusiforme, avec structure sub-fibrillaire, énormes nucléoles et cristalloïde sidérophile axial. Ce sont sans doute des stades de dégénérescence (voir la situation excentrique du noyau, fig. 56). × 1500.

Fig. 57. Exemplaire avec embryon libérable (coupe transverse de ce dernier). Macronucléus du parent fusiforme et incurvé. Micronucléus bien net dans l'un et l'autre individus (voir aussi fig. 55 et 56.) × 1500

Fig. 58. Très grand exemplaire au début du bourgeonnement, avec quatre rangs de cils au « plancher » de la cavité embryonnaire et micronucléus *en mitose* (le noyau principal est encore au repos complet.) Dans cette figure et les deux précédentes, une concrétion mamelonnée ou alvéolaire (*excreta ?*) est colorée par le lichtgrün, dans la région basale du corps. × 1350.

Fig. 59. Coupe sagittale d'un exemplaire d'*Acineta papillifera*, montrant le bourrelet périphérique limitant la face libre ; structure fine des suçoirs (gaine pelliculaire acidophile et tube interne sidérophile) × 2000.

Fig. 60 à 63. *Paracineta patula* (Cl. et L.).

Fig. 60. Portion de coupe sagittale du dôme tentaculaire ; structure fine des suçoirs et leurs rapports exacts avec la pellicule. × 1500.

Fig. 61, 62, 63. Noyaux de formes diverses, avec couronne de macrosomes et nucléoles hétérogènes (fig. 63). × 1500.

Fig. 64. *Paracineta homari* (Sand). Noyau fibreux (hypertrophique), trois micronucléi visibles ; tubes internes des suçoirs ; dôme revêtu d'un ectoplasme sidérophile aréolé ; plancher de la loge. × 1200.

Fig. 65 à 67. *Paracineta crenata* (Fraipont). × 1000.

Fig. 65. Coupe verticale médiane, montrant la structure fine du tégument et les tubes internes des suçoirs avec « *manchette sidérophile* » à leur point d'insertion ; vacuole pulsatile excentrique ; noyau principal sphéroïde, avec macrosomes elliptiques dans la région centrale et *membrane* détachée ; trois micronucléi. Dans la base de la loge, faisceau de fibres divergentes émanées du pédoncule.

Fig. 66. Coupe transversale du dôme, pour mettre en évidence la *torsion hélicoïde* (en « tourbillon ») des prolongements tentaculaires au niveau du *chiasma*.

Fig. 67. Coupe transversale superficielle, au point de sortie des tentacules.

Fig. 68 à 70. *Discophrya Steinii* (Cl. et L.). × 1500.

Fig. 68. Coupe frontale submédiane, passant par l'axe de trois suçoirs ; (rapports avec le tégument, cône basal d'insertion, tube interne).

Fig. 69. Lambeau de tégument détaché et vu de face, montrant des *ponctuations*, ainsi que les *trous* pour la sortie des tentacules.

Fig. 70. Structure du tégument (pellicule soulevée en partie) ; endoplasme à très fines alvéoles et globules alimentaires à divers stades de digestion, contenant des trichocystes de *Paramaecium caudatum ;*

quelques trichocystes libres, çà et là, dans l'endoplasme. En bas, une des branches terminales du macronucléus rameux, avec région centrale plus dense et nucléoles vacuolaires.

FIG. 71 et 72. *Acineta papillifera* Keppen. × 1000.

FIG. 71. Coupe frontale à travers un couple conjugué ; macronucléus rubané, rameux et déjà fragmenté. Deux fuseaux micronucléaires dans chaque individu.

FIG. 72. Base de l'un des pédoncules, avec disque fixateur (= plaque basale cémentaire).

FIG. 73 à 75. *Choanophrya infundibulifera* Hartog.

FIG. 73. Deux tentacules très grossis, gaine et tube interne montrant bien leurs rapports avec le tégument à structure alvéolaire. × 2000.

FIG. 74. Ex-conjugué avec noyau ancien (au centre), noyau nouveau acidophile (à gauche et en haut), et fragments en résorption (à droite, inférieurement). Tubes internes des tentacules et muscles de *Cyclops* absorbés (en *noir*). Disque suprastylaire coloré par le lichtgrün. × 1000.

FIG. 75. Embryon non libéré avec macronucléus et micronucléus, ceinture à quatre rangs de cils, ventouse basale et sécrétion. A droite, sur le « plancher » de la cavité embryonnaire, rangs de cils d'un *nouvel embryon* et (au-dessous) *mitose* du micronucléus. Dans le cytoplasme du parent, nombreuses Microsporidies parasites (*Nosema sp.?*) ; l'embryon n'est point infesté. × 1500.

FIG. 76. *Acineta papillifera* Keppen. Macronucléus à membrane bien distincte et très fins microsomes; nucléoles volumineux à stroma alvéolaire, semés de vacuoles avec inclusions basophiles. × 1000.

FIG. 77. *Paracineta homari* (Sand). Vue latérale du dôme tentaculaire (coupe tangentielle épaisse) montrant le réseau sidérophile ectoplasmique, au-dessous de la pellicule. Cette structure s'arrête brusquement au niveau du bord supérieur de la loge. × 1500.

FIG. 78. *Acineta papillifera* Keppen. Exemplaire en bourgeonnement, avec noyau en amitose ; grains de « tinctine » dans l'endoplasme. En haut, section transverse d'une poche tentaculaire. × 650.

Toutes les figures de cette planche sont dessinées d'après des coupes ; fixation au Flemming, Bouin ou Zenker, coloration triple selon Prenant (*fer-éosine-lichtgrün*). Par exception, les figures 71 et 72 sont obtenues par la méthode au fer et l'éosine seule ; les figures 76 et 78, par la coloration de Benda (*safranine-lichtgrün*).

PLANCHE V

FIG. 79 à 91. *Tokophrya cyclopum* (Cl. et L.). Divers stades de conjugaison. × 1500. (La structure alvéolaire du plasma est partout très évidente).

FIG. 79. Début de l'accolement par les faces latérales ; micronucléi au repos. Le style se courbe à angle droit chez l'un des conjugués.

FIG. 80. Stade d'accolement plus prononcé ; micronucléi en prophase, avec réseau fort net. (L'un des styles manque dans la coupe).

FIG. 81. Même stade ; l'un des conjoints a deux noyaux (anomalie assez fréquente) et l'autre un seul. (Son corps est figuré en partie seulement).

FIG. 82. Télophase de la première mitose ; l'un des conjoints se détache déjà du pédoncule (l'autre style non représenté).

FIG. 83. Accolement plus complet des corps protoplasmiques ; un seul style persistant ; deuxième mitose en métaphase.

FIG. 84. Couple triple au premier stade (l'individu médian est un « *reconjuguant* », pourvu de deux noyaux anciens, d'un nouveau macronucléus et d'un seul micronucléus).

FIG. 85. Couple normal, après fécondation ; fusion plasmique très avancée, « conjugaison » des vacuoles. Outre les deux noyaux anciens, trois micronucléi et un macronucléus jeune, représentant les produits du noyau fécondé.

FIG. 86. Même stade dans un couple anormal où chacun des deux conjoints est un *reconjuguant* (voir fig. 84). L'individu de droite se conjugue même *pour la troisième fois*, comme l'indiquent deux résidus (rouge violacé) de noyaux plus anciens.

FIG. 87. Même stade, couple normal ; vacuoles non fusionnées ; un reste d'incisure à la face inférieure, marquant la limite ancienne des corps protoplasmiques. Deux styles, dont l'un abandonné.

FIG. 88. Développement du macronucléus jeune, plus ou moins *comprimé* entre les deux noyaux anciens. Vacuoles prêtes à se fusionner.

FIG. 89. Dégénérescence vacuolaire des deux noyaux anciens et accroissement hypertrophique du noyau jeune acidophile ; micronucléus à droite.

FIG. 90. Exemplaire à deux noyaux jeunes (anomalie), au sein desquels on saisit la naissance des sphérules basophiles (= futurs « *microsomes* »). Un seul micronucléus et débris hyperchromatiques des deux anciens noyaux.

FIG. 91. Ex-conjugué pourvu de sa structure définitive (macro- et micronucléus adultes). Les restes des deux noyaux anciens ont viré au ton violet, sauf un seul.

Fig. 92 à 95. *Tokophrya cyclopum* (Cl. et L.). Diverses anomalies de structure nucléaire.

Fig. 92. Noyau à boudin central réniforme, né par fusion des microsomes. × 1500.

Fig. 93. Fusion des deux noyaux anciens autour du macronucléus jeune, partiellement représenté ; (= *copulation macronucléaire* anormale). × 2000.

Fig. 94. Micro- et macronucléus ; au centre de ce dernier un *nucléole* vacuolaire. × 2000.

Fig. 95. Parent et embryon. Dans le noyau de l'un et de l'autre, microsomes hypertrophiques dégénérés, en train de se fusionner pour former un boyau central (cf. fig. 92). × 2000.

Fig. 96. *Tokophrya quadripartita* (Cl. et L.). Exemplaire en bourgeonnement ; micronucléus en prophase et macronucléus piriforme avec cloisons achromatiques alignant les microsomes (stade dégénératif) × 1500.

Pour toutes les figures de cette planche, coloration sur coupes par le mélange au *krésylblau-fuschine-orange*, de Morel et Dalous, après fixation au Flemming chaud. Macronucléi anciens verts, avec grains pariétaux violets ; ébauches macronucléaires rouges ; micronucléi au repos violets ; micronucléi en mitose rouges ; cytoplasme d'un gris rosé et tégument rose vif.

PLANCHE VI

Fig. 97 à 103. *Ephelota gemmipara* (Hertwig). Développement des embryons. × 1500.

Fig. 97. Bourgeon au premier stade, vu par la face ventrale (rangs de cils en fer-à-cheval non fermé en bas.) La base est enchâssée dans le corps du parent.

Fig. 98. Autre bourgeon plus avancé, vu en coupe sagittale. Rangs de cils invaginés ; face ventrale proéminente, ébauche du « cytostome ». Trois micronucléi à la base, achevant leur pénétration, (celui d'en haut est vu de face).

Fig. 99. Embryon déjà pourvu du diverticule nucléaire encore fibreux, sectionné à la base et dans sa courbe supérieure. (De même en 100 et 101). Développement du cytostome et de la sécrétion ventrale.

Fig. 100. Formation de la ventouse et du bourrelet cuticulaire qui est le rudiment du style ; gerbe de sécrétion. Des granules s'amassent aussi autour du cytostome (en partie non compris dans la coupe).

Fig. 101. Gouttière ventrale dévaginée par élongation du corps de l'embryon ; sécrétion plus compacte ; naissance des tentacules. Le cytoplasme est parsemé à la fois de cristalloïdes et d'enclaves cupuliformes. (Voir aussi fig. 99, 100, 105, 110 et 111).

Fig. 102. Coupe transversale submédiane passant par la ventouse et la sécrétion radiée ; (anse macronucléaire dans le plan arrière de la figure). Stade compris entre 100 et 101.

Fig. 103. Coupe transversale submédiane d'un embryon plus jeune ; (stade compris entre 98 et 99).

Fig. 104 à 111. *Ephelota gemmipara* (Hertwig). Développement du macronucléus après conjugaison.

Fig. 104. Plus jeune stade rencontré sphérique, avec granules chromatoïdes. × 2000

Fig. 105. Stade à réseau achromatique distinct et masses chromatoïdes couplées (« *pseudogemini* »). Çà et là dans le cytoplasme, débris de l'ancien noyau en train de se résorber. En haut, à gauche, microgamète à noyau fragmenté ; l'un des fragments fait irruption à travers la limite. × 950.

Fig. 106. Stade un peu antérieur ; réseau achromatique en différenciation et *pseudogemini* naissant par cloisonnement. × 2000.

Fig. 107. Dispersion et contraction des *pseudogemini*. En bas et à droite, micronucléus en prophase. × 2000.

Fig. 108. Groupement en rosaces, ou palmettes, des *pseudogemini* dispersés. Réseau tordu par les courants intranucléaires. × 2000.

Fig. 109. Dégénérescence des *pseudogemini* et stade de chromotolyse. Un grand espace artificiel s'est formé par rétraction ; la membrane continue d'adhérer au cytoplasme. (En haut et à droite, micronucléus au repos.) × 2000.

Fig. 110. Ex-conjugué de faible taille, avec noyau déjà rameux ; aux points nodaux des mailles apparaissent les microsomes ; trois micronucléi. × 1500.

Fig. 111. Coupe à travers un rameau de noyau plus âgé, encore réticulaire, mais à mailles bien plus ténues. Structure du tégument (voir aussi fig. 109.) × 2000.

Toutes les figures de cette planche représentent des coupes colorées par la méthode de Mann, après fixation au Bouin ou au sublimé chaud. Ventouse stylaire en bleu, ainsi que la pellicule tégumentaire ; ectoplasme violet ; noyaux anciens et micronucléi violets ; macronucléus jeune pourpre ou violet ; enclaves cupuliformes et filaments axiles en rouge.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 51, p. 459 à 478
10 Novembre 1912

HYDROÏDES DE ROSCOFF

PAR

ARMAND BILLARD

Le séjour que je fis au mois de septembre 1911, à la station biologique de Roscoff, me permit de recueillir un certain nombre d'Hydroïdes (1). La plupart des espèces sont les mêmes que celles qui ont déjà été récoltées et signalées par BEDOT (**1911**), mais quelques-unes sont nouvelles et intéressantes pour cette localité ; de plus j'ai eu l'heureuse chance de découvrir une espèce nouvelle (*Diphasia Delagei*) dans la collection du laboratoire et je la décris plus loin.

Dans une première liste, je donnerai avec l'indication des lieux de récolte, les Hydroïdes déjà signalés par BEDOT et qui ne présentent aucune particularité intéressante, sauf la différence de localité (2).

Puis dans une seconde liste, je placerai les espèces nouvelles pour la localité ou qui donnent lieu à quelques remarques et observations intéressantes.

Dans ces deux listes la lettre [G], initiale du mot gonange, signifie que les espèces étaient à l'état de reproduction sexuée, au moment de la récolte.

Les localités qui m'ont fourni les échantillons sont celles de la liste ci-dessous à laquelle je renvoie pour chaque espèce, afin d'éviter les répétitions.

(1) Qu'il me soit permis d'adresser tous mes remerciements à M. le Professeur Delage, directeur de la Station pour les facilités de travail qu'il m'a données. Je remercie aussi mon collègue, M. de Beauchamp, qui m'a rapporté quelques espèces des excursions dirigées par lui et m'a confié pour l'étude certains échantillons de la collection du laboratoire. M. Bourcard a soumis à mon examen les Hydroïdes qu'il a récoltés, je lui en suis reconnaissant, ainsi qu'à tous ceux qui m'ont aidé dans ma tâche.

(2) PRUVOT (**1897**) a donné aussi une liste des Hydroïdes qu'il a rencontrés sur les côtes de Bretagne et il en a indiqué les conditions d'habitat.

Dragages :

Stat. 3. — 4 août 1909 ; clochers de Saint-Pol par le phare et Ti-saoson par Penven ; 65 m.

Stat. 45 à 51. — 19 août 1911 ; 36 milles N. N. W. de l'île de Bas ; 90 m. ; fond de gros cailloux, sables et coquilles (surtout *Pecten opercularis*).

Stat. 18 *a*. — 5 septembre 1911; clochers de Saint-Pol par la pointe de l'île de Bas à 7 milles ½ N. N. W. ; 70-80 m. (1).

Stat. 58. — 20 septembre 1911. Clochers de Saint-Pol par Ti-saoson et Penven par la pointe N. de l'île de Bas ; sable coquillier ; 60 m. environ.

Stat. 59. — 20 septembre 1911; clochers de Saint-Pol par Ti-saoson et Penven par le phare ; fond à Ophiures; 60 m. environ.

Stat. 60. — Clocher de Roscoff par Horville et Penven ouvert de sa grosseur au sud de Belledan ; fond à *Polycarpa* et gros graviers ; 60 m. environ.

Excursions a marée basse :

Rivière la Penzé, 18 juillet 1906.

Perharidi, 8 septembre 1911.

Rochers de Primel, 9 septembre 1911.

Le Cerf, 11 septembre 1911.

Locquirec, 24 septembre 1911.

Le Béclem 25 septembre 1911.

a) Duon (Estelen bihan), août 1910.

b) Duon (Estelen bihan), 27 septembre 1911.

HYDROIDES GYMNOBLASTIQUES

Clava squamata Müller [G]. Penzé (abondant).

Hydractinia echinata Flemg. [G] Locquirec, commun sur les coquilles habités par des Pagures.

Podocoryne carnea Sars. [G] Locquirec, sur *Nassa reticulata* (rare).

Tubularia indivisa L. Stat. 18 *a* (rare).

Myriothela Cocksi Vigurs [G] Primel (rare).

HYDROIDES CALYPTOBLASTIQUES

Halecium halecinum (L.) Stat. 58 et 60 (rare).

Halecium Beanii Johnst. [G] St. 59, sur Eponges et Ascidies (rare).

(1) Cette station que j'appelle 18 *a* se trouve entre les stations 18 et 19 portées sur les cartes du laboratoire.

Lafœa serpens (Hassal). Stat. 45-51, sur *Abietinaria abietina*; Stat. 18 *a* sur *Tubularia indivisa;* Stat. 58 sur *Ab. abietina;* Stat. 60 sur *Thuiaria argentea.*

Clytia Johnstoni (Ald.). Le Béclem [G], sur *Laminaria flexicaulis;* Stat. 18 *a* sur *Diphasia pinaster;* Stat. 59 et 60 [G].

Obelia geniculata (L.) Le Cerf, le Béelem [G] sur Laminaires.

Campanularia flexuosa Hcks. [G] Perharidi sur Fucus; Le Cerf, voûte des rochers.

Campanularia angulata Hcks. Perharidi, en mauvais état, sur Zostères.

Sertularella polyzonias (L.). Stat. 45-51.

Diphasia pinnata (Pallas) [G] Stat. 45-51 (abondant).

Diphasia pinaster (Ellis et Sol.) Stat. 45-51; Stat. 18 *a* [G] (abondant); Stat. 58; Stat. 60 [G].

Diphasia attenuata Hcks. (1) Stat. 45-51 [G] (abondant) Stat. 18 *a*, sur *T. indivisa*, *S. polyzonias*, *D. pinaster*, *Cellaria fistulosa* (abondant), Stat. 58 (rare); Stat. 59 [G] (rare), Stat. 60 (rare).

Abietinaria abietina (L.) Stat. 45-51 (abondant); Stat. 58 (rare).

Thuiaria argentea (L.). Duon (*a*); Stat. 60 (rare).

Hydrallmania falcata (L.). Stat. 18 *a*, 58 et 60 (rare).

Plumularia setacea (L.) Stat. 59, sur Ascidies [G]; Stat. 58 et 60 sur cailloux; Stat. 60 sur *Aglaophenia tubulifera* [G].

Nemertesia antennina (L.) Stat. 45-51 [G]. Stat. 18 *a*, 59 et 60 (rare).

Nemertesia ramosa (Lamk.) Stat. 45-51, 18 *a*, 58 et 60 (rare).

Aglaophenia pluma (L.) Perharidi sur Cystosires, Le Cerf sur *Halidrys siliquosa*, Duon (*b*), sur *Rhodymenia palmata;* Stat. 60.

Aglaophenia tubulifera Hcks. [G] Stat. 3; Stat. 18 *a* (rare); Stat. 58 (rare); Stat. 60 (abondant).

GYMNOBLASTIQUES

Turris neglecta Lesson

J'ai rencontré cette espèce dans les bacs de l'aquarium, sous les réservoirs d'eau de mer. Elle est bien reconnaissable à un stolon rampant d'où

(1) Cette espèce est caractérisée par ses rameaux stoloniques qui servent à la multiplication. Grâce à leur courbure terminale, ils s'accrochent facilement aux supports voisins qui est soit une colonie d'Hydroïde, soit un Bryozoaire et en bourgeonnant, ils reproduisent de nouvelles colonies.

s'élèvent isolément des hydranthes présentant des tentacules disséminés. sauf les quatre distaux qui forment un verticille.

Cladonema radiatum Dujardin

Je n'ai pas rencontré moi-même cette espèce, mais M. de Beauchamp me l'a signalé comme existant dans les bacs de l'aquarium sous les réservoirs d'eau de mer et on y trouvait au mois de juin polypes et méduses.

Eudendrium capillare Alder

Lieu de récolte. — Stat. 60, sur cailloux, (rare) ; Stat. 59, sur Eponges [G] (rare).

Eudendrium ramosum (L.)

Lieu de récolte. — Stat. 18 *a*, (rare) : 3 petites colonies de 1 cm. de hauteur.

Corymorpha nutans Sars

Je n'ai pas trouvé moi-même cette belle espèce, mais quelques exemplaires vivants m'ont été remis par M. Wietrzykowski, qui les avait récoltés en pleine période d'essaimage des méduses à la fin d'août.

CALYPTOBLASTIQUES

Halecium tenellum Hincks

Lieu de récolte. — Stat. 18 *a*, sur *Diphasia pinaster* (rare).

Halecium sessile Norman

Lieu de récolte.— Stat. 60, 1 colonie ♂.

Halecium labrosum Alder

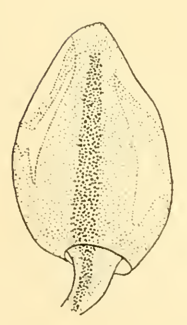


Fig. 1. Gonophore ♂ d'*Halecium labrosum*. × 34.

Je ferai remarquer que le pédoncule des gonothèques s'insère dans une légère excavation de leur partie proximale (fig. 1).

Lieu de récolte. — Stat. 18 *a*, quelques belles colonies ♂ fixées sur des Bryozoaires ; Stat. 60 1 fragment.

Obelia bidentata Clarke

Obelia bidentata Clarke (1876), p. 58, pl. IX, fig. 2.

J'attribue cette forme à l'espèce de Clarke, car elle en possède l'hydrocaule polysiphonique, les hydrothèques allongées et pourvues de dents bifurquées. Elle en diffère par la taille qui est de 3 cm. 5 au lieu de 15 cm., mais ce caractère est peu important, car il est très variable dans une même espèce ; les colonies observées par Jäderholm (1903) atteignent 5 cm., de plus les hydrothèques de notre forme manquent complètement de stries longitudinales ce qui la distingue de la forme américaine (fig. 2).

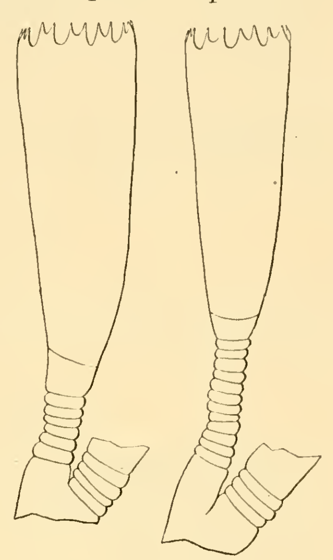


Fig. 2. Deux hydrothèques d'*Obelia bidentata*. × 56.

Comme dans l'exemplaire étudié par Jäderholm, les hydranthophores varient beaucoup de longueur et l'on compte de 5 à 20 annulations ; il est donc impossible d'après cela, ainsi que le remarque Jäderholm, qui a fait la même constatation, de distinguer *O. bidentata* d' *O. bicuspidata*, ces deux espèces ne diffèrent d'après Clarke que par la longueur des hydranthophores et par le nombre des annulations. Cette variation dans le nombre des annulations tient souvent à la régénération des hydranthes ; en effet, les hydrothèques se détachent facilement après la résorption de l'hydranthe, puis les hydranthophores régénèrent un nouvel hydranthe après s'être allongés et avoir ainsi développé de nouvelles annulations.

Les annulations au-dessus du point d'insertion des hydranthophores varie de 2 à 5 et on compte de 10 à 12 paires de dents qui sont légèrement infléchies vers le dedans.

Quelques rameaux se terminaient par des stolons.

Dimensions :

Largeur des hydrothèques (à l'orifice)	200-340 μ
Longueur des hydrothèques	715-880 μ

Lieu de récolte. — Stat. 60, 1 colonie.

Distribution géographique. — Long Island (Amérique du Nord) et Cap Frio (Brésil).

Obelia longissima (Pallas) (1)

Lieu de récolte. — Stat. 59, sur Eponges (rare).

Obelia dichotoma (L.)

Lieu de récolte. — Stat. 45-51, sur Bryozoaires ; Stat. 59, sur *Sertularella Gayi* (rare).

Campanularia hincksi Alder

Lieu de récolte. — Stat. 18 *a*, sur *Diphasia pinaster* et *Sertularella polyzonias ;* Stat. 58, sur *Halecium halecinum* et *Sertularella Gayi ;* Stat. 59 sur cailloux et Ascidies, sur *Plumularia echinulata* et *Diphasia attenuata ;* Stat. 60, sur *Aglaophenia tubulifera* et Bryozoaires (*Cellaria*) [G].

Campanularia raridentata Alder

Lieu de récolte. — Stat. 18 *a*, sur *Diphasia attenuata ;* Stat. 58, sur *Sertularia distans* et *Thuiaria tenera* (rare).

Lafœa dumosa (Fleming) (2)

Lieu de récolte. — Stat. 45-51, hydrocaule dressée ; Stat. 18 *a*, hydrocaule rampante ou dressée sur *Diphasia pinaster*, *D. attenuata*, *Tubularia indivisa*, *Hydrallmania falcata*, Eponges, Ascidies ; Stat. 59, hydrocaule dressée.

Sertularella gayi (Lamx.) (3)

Lieu de récolte. — Cette espèce est assez abondante à cette époque de l'année et je l'ai trouvée dans les différents dragages effectués : Stat. 45-51, 18 *a* [G], 58, 59 [G], 60 [G].

Sertularella gaudichaudi (Lamk.) (4)

Les échantillons provenant de Roscoff ne sont pas ramifiés et les plus hauts atteignent 2 cm. 5 ; ils possèdent les caractères de l'espèce, c'est-à-dire les saillies internes des hydrothèques, mais celles-ci sont un peu plus

(1) Pruvot *loc. cit.*

(2) Cette espèce figure dans le tableau donné par Pruvot (1897).

(3) Pruvot *loc. cit.*

(4) Cette espèce a pour synonyme *S. mediterranea* Hartl. (v. mon mémoire (1909)).

allongées et plus effilées. Les gonothèques ne présentent rien de particulier et ont les caractères propres à l'espèce.

Stechow (1912) considère *Sertularella mediterranea*, comme identique à l'espèce cosmopolite *S. polyzonias* (L.) ; il a trouvé des formes *S. mediterranea* dont les hydrothèques montrent des saillies internes, mais dont les gonothèques sont pourvues d'un marsupium externe comme chez *S. polyzonias*, alors que son absence serait caractéristique de *S. mediterranea*. Je crois que la présence des dents à l'intérieur des hydrothèques est suffisante pour caractériser *S. mediterranea* ou plutôt *S. Gaudichaudi* qui a la priorité. Vanhöffen (1911) admet aussi à tort que les formes munies de dents appartiennent à *S. polyzonias*.

Lieu de récolte. — Stat. 59, sur Ascidies [G] ; le Béclem [G], à la voûte des rochers, zone des Laminaires (rare).

Diphasia tamarisca (L.)

Lieu de récolte. — Stat. 58 (rare).

Sertularia distans (Lamx.) var. gracilis

Les formes que j'ai récoltées correspondent au *Sertularia gracilis* Hassall (1) ; mais je crois qu'on peut confondre cette espèce avec le *Sertularia distans* (Lamk.), comme je l'ai proposé (1906 et 1909), car les caractères sont les mêmes ; seulement comme les formes de nos côtes sont de taille plus exiguë (5-8 mm., pour les exemplaires de Roscoff) et de plus que les dimensions sont légèrement différentes, je pense qu'on peut en faire une variété sous le nom de *Sertularia distans gracilis*.

Dimensions :

Longueur de la partie externe des hydrothèques	270-285 μ
— — libre —	175-190 μ
— — soudée —	200-215 μ
Largeur des hydrothèques (à l'orifice)........................	80- 95 μ
Intervalle entre les paires d'hydrothèques....................	245-405 μ
Largeur de l'hydrocaule....................................	80-110 μ

Lieu de récolte. — Stat. 18 *a*, sur fragment d'Hydroïde indéterminable ; Stat. 58, sur cailloux (rare).

(1) Pruvot *loc. cit.* (zone des Laminaires).

Sertularia operculata (L.) (1)

Les exemplaires rencontrés à marée basse sur les pieds de Laminaires à Duon (*b*) étaient abondants, mais de petite taille n'atteignant pas plus de 1 cm.; et les colonies étaient dépourvues de gonothèques; j'ai aussi trouvé cette forme naine ou jeune sans gonothèques à la voûte des rochers du Béclem, dans cette même zone des Laminaires.

Les exemplaires des dragages sont de taille normale.

Lieu de récolte.— Stat. 45-51 [G]; Stat. 18 *a*; Stat. 59 et 60 (rare).

Diphasia delagei n. sp.

Cette espèce se présente sous la forme de petites colonies (2 mm. 5 à 3 mm. 5) débutant par un court article basal sans hydrothèques (270 à 945 μ) et terminé par une articulation oblique au-dessus de laquelle viennent les hydrothèques disposées par paires légèrement écartées ou serrées les unes contre les autres comme le montrent les figures 3 et 4. Les hydrothèques présentent de nombreuses annulations qui les font facilement reconnaître; leur orifice est pourvu de deux dents latérales mousses de sorte que leurs bords dorsal et ventral sont légèrement excavés; de face, cet orifice est demi-circulaire. L'opercule adcaulinaire place cette espèce dans le genre *Diphasia*.

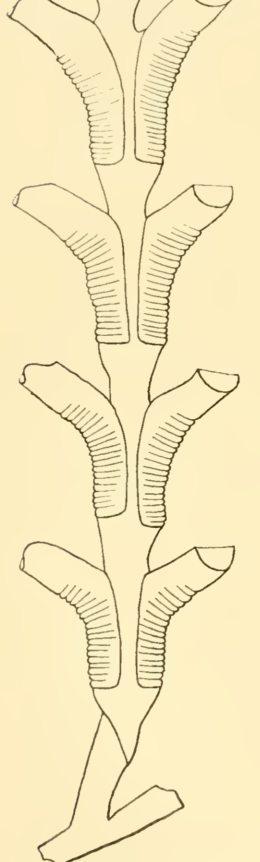


Fig. 3. Portion de l'hydrocaule du *Diphasia delagei*. × 57.

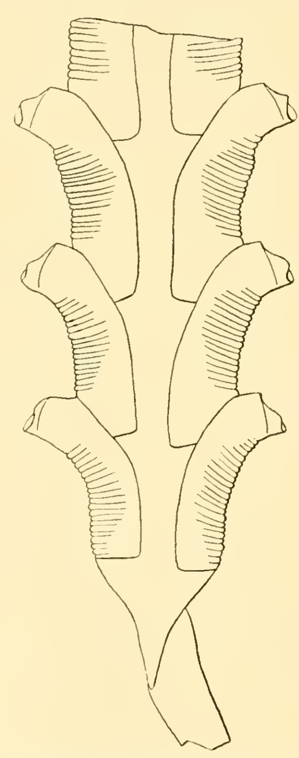


Fig. 4. Partie inférieure du *Diphasia delagei*. × 56.

(1) Pruvot *loc. cit.*

Quand les paires d'hydrothèques sont disposées à une certaine distance les unes des autres, les hydrothèques d'une même paire sont rapprochées au point de se toucher sur la face ventrale et sont un peu écartées sur la face dorsale. Dans ce cas la partie libre est environ les 2/5 de la longueur totale des hydrothèques ; par contre quand les hydrothèques empiètent l'une sur l'autre, leur partie libre n'est guère que le 1/10. La partie soudée est d'autant plus grande qu'on se rapproche de l'extrémité distale de la colonie. Dans le cas des hydrothèques empiétantes les deux faces de la colonie sont semblables et les deux hydrothèques d'une même paire sont écartées.

DIMENSIONS :

Longueur de la partie libre des hydrothèques (1er cas)	160-215 μ
— — — — (2e cas)	80-110 μ
— — soudée — (1er cas)	270-300 μ
— — — — (2e cas)	405-580 μ
Largeur des hydrothèques (à l'orifice de profil) (1er cas).........	95-160 μ
Largeur des hydrothèques (à l'orifice de profil) (2e cas).........	110-120 μ
Intervalle entre les paires d'hydrothèques....................	120-200 μ

Cette espèce se rapproche du *Diphasia tropica* NUTTING (1904) (p. 110, pl. XXX, fig. 1) par les annulations de ses hydrothèques, mais elle en diffère par deux caractères : d'abord les hydrothèques moins écartées ne sont pas à 5 côtés comme dans l'espèce de NUTTING et l'ouverture n'est pas circulaire. L'espèce américaine provient des îles Bahama ou Lucayes au S.-E. de la Floride.

LIEU DE RÉCOLTE. — Stat. 3, sur *Aglaophenia tubulifera.*

Thuiaria tenera (SARS)

Sertularia tenera G. O. SARS (1873), p. 108, pl. IV, fig. 1-4.

La présence de cette espèce à Roscoff est intéressante car elle n'avait pas été signalée dans la Manche.

LIEU DE RÉCOLTE. — Stat. 58, 1 colonie seulement.

Antenella secundaria (GMELIN) (1)

Quelques rares colonies fixées sur des cailloux et ne présentant rien de particulier. Je ferai remarquer cependant que les dimensions sont un

(1) Cette espèce a été signalée à Roscoff par BEDOT (1891) sous le nom de *Plumularia secundaria.* J'exposerai dans un prochain mémoire les raisons qui me font admettre maintenant le genre *Antenella.*

peu plus faibles que pour les échantillons des Expéditions du « Travailleur » et du « Talisman ». Je renvoie à ce sujet, à mon mémoire (**1906**) sur les Hydroïdes de ces expéditions.

DIMENSIONS :

Longueur des articles hydrothécaux	420-540 μ
— — intermédiaires	340-540 μ
Largeur — intermédiaires	70-105 μ
Longueur de la partie externe des hydrothèques	200-245 μ
Largeur des hydrothèques (à l'orifice)	245-270 μ

LIEU DE RÉCOLTE. — Stat. 58 et 59.

Antenella siliquosa HINCKS

Plumularia siliquosa HINCKS (**1877**), p. 148, pl. XII, fig. 2-6.
Plumularia siliquosa Hcks. BILLARD (**1906**), p. 208.

Les colonies venant de Roscoff sont conformes au type décrit par HINCKS. La détermination de leurs dimensions m'a donné des chiffres faiblement différents de ceux obtenus avec les colonies provenant de l'expédition du « Travailleur ».

DIMENSIONS :

Longueur des articles hydrothécaux	860-120 μ
Largeur — —	95-135 μ
Hauteur des hydrothèques	365-390 μ
Largeur des hydrothèques (à l'orifice)	270-285 μ

Cette espèce est intéressante, car c'est la troisième fois seulement qu'elle est signalée. Les deux premières localités sont la côte de Guernesey (HINCKS) et S. W. de Toulon (BILLARD).

LIEU DE RÉCOLTE. — Stat 18 *a*, abondant sur *Cellaria fistulosa* et *sinuosa*, sur coquilles, Eponges, Tubulaires (G. ♂ ♀) ; Stat. 60, sur *Aglaophenia tubulifera*.

Plumularia alternata NUTTING

Plumularia alternata NUTTING (**1900**), p. 62, pl. IV, fig. 1. 2.

Par sa taille de 1 cm. comme par l'ensemble de ses caractères, la forme de nos côtes ne peut être distinguée de la forme américaine, mais elle présente quelques particularités qui méritent d'être signalées. L'hydrorhize est munie de dactylothèques ; la tige débute par une courte partie basale irrégulièrement divisée par des articulations transverses. En général, les

articles intermédiaires proximaux de la tige possèdent deux dactylothèques et les distaux une seule. Parfois dans la région proximale on trouve deux articles intermédiaires avec chacun une dactylothèque (fig. 5), ou bien la partie distale de l'article hydrothécal est allongé et

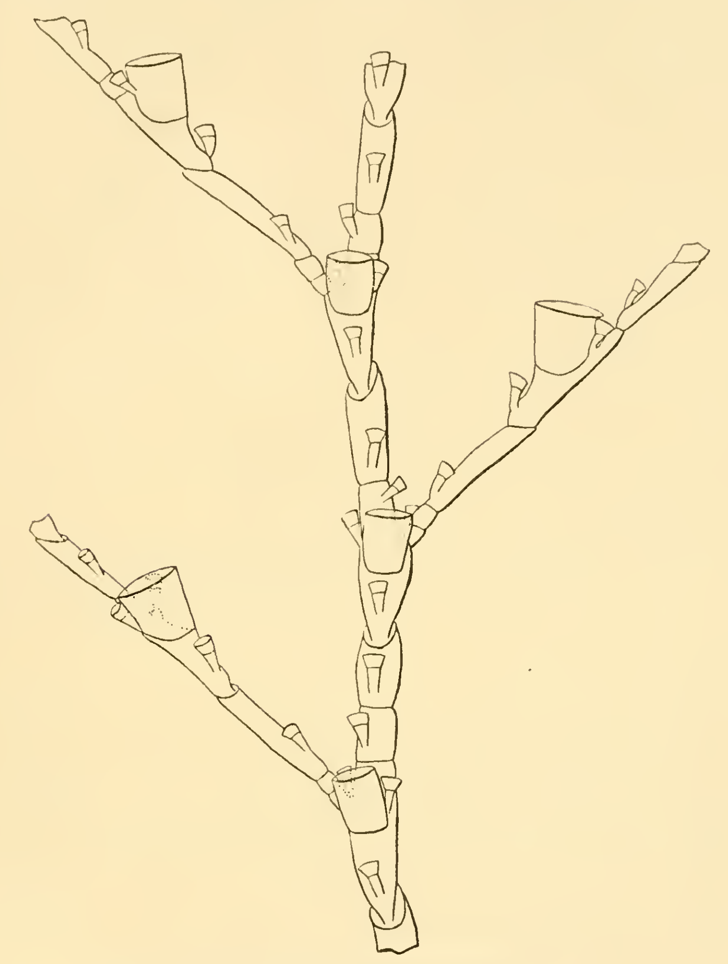


Fig. 5. Région proximale du *Plumularia alternata*. × 55.

muni d'une dactylothèque médiane, tandis que l'article intermédiaire qui suit ne possède qu'une dactylothèque. Dans le premier cas l'article intermédiaire primitivement unique s'est divisé en deux, dans le second l'article intermédiaire proximal s'est soudé à l'article hydrothécal ; ces deux cas sont représentés dans la figure ci-contre. Dans la région distale de la tige il s'intercale généralement entre l'article hydrothécal et l'ar-

ticle intermédiaire principal un à trois petits articles intermédiaires accessoires sans dactylothèques.

L'hydrocaule est moins flexueuse que dans la forme américaine, l'angle formé au niveau de l'insertion des hydroclades étant très ouvert. Souvent à droite et à gauche de la première hydrothèque caulinaire naissent deux hydroclades un de chaque côté, tandis que pour les suivantes, il n'y en a qu'un alternativement à droite et à gauche. Chaque hydroclade débute par un, deux, trois ou même quatre petits articles basaux sans dactylothèque, suivis d'un plus long avec en général deux dactylothèques ou seulement une comme dans l'espèce américaine. Ensuite viennent en alternance les articles hydrothécaux et intermédiaires. Nutting indique que les dactylothèques latérales sont supportées par un fort processus, cependant la figure qu'il donne ne met pas en évidence ce caractère et en effet, le processus ou pédoncule est faible ; on ne le voit que lorsque l'hydroclade est placé bien de profil ou de face. Enfin entre l'article intermédiaire principal, il peut s'intercaler comme pour la tige un ou deux petits articles intermédiaires accessoires.

Dans une colonie j'ai observé un hydroclade secondaire né à la base d'une hydrothèque.

Les colonies examinées ne portaient pas de gonothèques. Celle-ci a été décrite pour une colonie provenant de la mer Rouge [Billard (**1904**) p. 484].

Dimensions :

Longueur des articles hydrothécaux de l'hydrocaule...........	280-515 μ
Largeur des articles hydrothécaux de l'hydrocaule (partie distale)	55-110 μ
Longueur de l'article basal principal (hydroclade).............	340-420 μ
Longueur des articles hydrothécaux de l'hydroclade...........	300-380 μ
Longueur des articles intermédiaires principaux de l'hydroclade.	200-310 μ
Largeur des articles intermédiaires principaux................	55- 65 μ
Hauteur des hydrothèques.................................	175-190 μ
Largeur des hydrothèques (à l'orifice)......................	150-160 μ

Lieu de récolte. — Stat. 59 et 60 sur des cailloux.

Distribution géographique. — Barracuda Rocks (Nutting) ; Obock (Billard) ; Bermudes [Congdon (**1907**) p. 484] ; Khor Dongola, Mer Rouge, [Thornely (**1908**), p. 84] ; golfe du Mexique et N. W. de Cuba [Stechow (**1912**), p. 363 (1)].

La présence de cette espèce à Roscoff est intéressante à signaler, car elle n'avait pas encore été trouvée de ce côté de l'Atlantique.

(1) Stechow considère que le *P. alternata* est très voisin de *P. diaphana* (Heller), sinon identique.

Plumularia pinnata (L.)

Après une nouvelle étude des formes que l'on a l'habitude de rattacher aux deux espèces *Plumularia pinnata* (L.) et *P. echinulata* Lamk., je suis arrivé à cette conviction qu'il n'y a aucune raison de les séparer spécifiquement. J'avais pensé trouver autrefois (1904), des caractères distinctifs dans l'absence des dactylozoïdes situés derrière l'hydrothèque et à l'aisselle des hydroclades, mais j'avais eu malheureusement entre les mains des échantillons mal conservés où, le cœnosarque étant en mauvais état, les dactylozoïdes avaient disparu, et j'avais cru que les dactylotrèmes étaient fermés. Récemment comme je me livrais à la détermination des Hydroïdes de la collection du Musée d'Histoire naturelle de Belgique, à la demande de M. le directeur Gilson, j'eus l'occasion d'examiner des échantillons typiques bien conservés et provenant de la côte belge (Ostende) ; or je fus très surpris de voir que, contrairement à mes assertions primitives, il existait des dactylozoïdes axillaires et suprahydrothécaux sortant par des dactylotrèmes (1). Cependant, il n'y avait aucun doute, j'avais bien affaire au *P. pinnata* (L.) typique reconnaissable à sa grande taille (6 à 7 cm.) (2) à ses hydroclades insérés au nombre de 2 à 5 sur le même article de l'hydrocaule, à ses gonothèques disposées en rangées le long de l'hydrocaule.

Que reste-il alors comme caractère différentiel entre le *P. pinnata* et le *P. echinulata* ? Simplement que chez le *P. pinnata*, il existe plusieurs hydroclades sur chaque article de l'hydrocaule, tandis que chez le *P. echinulata* il n'y en a qu'un. Ce caractère est de peu d'importance et il perd toute sa valeur de ce fait qu'il existe des formes comme la variété *P. echinulata pinnatoides* (3) qui montre des articles supportant un hydroclade et d'autres deux. Les formes draguées à Roscoff (Stat. 59 et 60) sont dans le même cas, à côté d'articles supportant un hydroclade, il en est d'autres qui donnent insertion à deux ou trois hydroclades. Les exemplaires sont de faible taille ne dépassant guère 2 cm. ; ils sont de plus immatures mais ils diffèrent en outre, du *P. pinnata* typique en ce que certains articles hydrothécaux de leurs hydroclades sont plus longs et atteignent jusqu'à 675 μ. Cette variabilité de la taille des articles

(1) L'existence de ces dactylozoïdes a été signalée sans que j'y ai pris attention autrefois, par NUTTING (1896), SCHNEIDER (1897), BONNEVIE (1898) et ce dernier auteur a montré que *P. elegantula* Sars est synonyme de *P. pinnata*.

(2) Cette forme peut atteindre jusqu'à 17 ou 18 cm.

(3) BILLARD (1904).

a été signalée par Marktanner (**1890**) qui en a observé atteignant jusqu'à 800 μ.

Je ferai remarquer que la colonie décrite par Bedot (**1911**) sous le nom de *P. echinulata* et draguée entre Astan et Ti-saoson (p. 223) ne diffère que par sa taille un peu plus faible du *P. pinnata* typique et s'y rapporte par tous les autres caractères, cet auteur a aussi remarqué au-dessus de l'hydrothèque un dactylozoïde, présent aussi chez les exemplaires des stat. 59 et 60.

Je propose donc en raison de ces faits de considérer le *P. echinulata* Lamarck comme une variété du *P. pinnata* (L.) et de comprendre sous le nom de *P. pinnata* var. *echinulata* les formes à un seul hydroclade par article caulinaire, dont les hydroclades sont dépourvus (ou presque totalement) d'articles intermédiaires ; cette variété correspondrait à l'ancien *P. echinulata* typique ; on pourrait grouper sous le nom de *P. pinnata* var. *articulata* l'ensemble des formes possédant le premier caractère, mais dont les hydroclades montrent des articles intermédiaires, tout en remarquant qu'elles présentent des caractères un peu différents suivant l'habitat : Zostères, Cystosires, *Chorda filum*, Himanthalies. Quant aux formes des dragages de Roscoff et au *P. echinulata pinnatoides*, dont le nom doit disparaître, ce sont, à mon avis, des variétés naines locales du *P. pinnata*.

C'est à Roscoff que j'ai observé la forme qui croît sur les Himanthalies, elle est différente de celles que j'ai décrites antérieurement (**1904**). Elle se rapproche beaucoup de cette variété que j'avais appelée *P. echinulata zostericola* par les épaississements internes des hydroclades, par ses hydrothèques larges et peu profondes, avec sa paroi antérieure fortement épaissie ; mais elle en diffère par le nombre plus faible des articles intermédiaires ; ceux-ci se rencontrent, en effet, principalement vers l'extrémité distale des hydroclades comme dans la forme qui, à Saint-Vaast, croît sur les *Chorda filum*, mais chez celle-ci les épaississements sont un peu moins marqués et les dimensions des hydrothèques un peu plus faibles.

Les gonothèques sont pour la plupart garnies d'épines et sont portées soit par l'hydrorhize, soit par l'hydrocaule dans les colonies âgées.

Bedot fait remarquer avec raison que la forme des articles de l'hydrocaule est en rapport avec le mouvement des eaux, et l'atténuation des articles vers le bas donne à la tige une grande flexibilité lui permettant soit de supporter le courant de marée, soit lorsque la mer découvre, de

s'accoler sur toute la longueur au Fucus qui lui sert de support. Dans ce dernier cas, la colonie est beaucoup moins exposée au dessèchement. On peut ajouter que la division de la tige en nombreux articles supportant un seul hydroclade parle dans le même sens et rend aussi cette tige plus souple et plus flexible. D'autre part, la flexibilité des hydroclades est augmentée par leur division en articles hydrothécaux et intermédiaires. Il est intéressant de remarquer que les formes qui présentent cette particularité sont justement celles qui sont soumises à des déplacements étendus puisqu'elles occupent l'extrémité de longues lanières telles que les Zostères, les *Chorda filum*, les Himanthalies qui oscillent largement au gré des vagues. Ce qui corrobore encore ce point de vue, c'est le fait que les articles intermédiaires sont surtout fréquents à l'extrémité des hydroclades où la flexibilité doit être plus grande pour ne pas que ces hydroclades soient brisés par les déplacements brusques. Nous avons donc chez cette espèce un excellent exemple de modifications étendues ayant pour cause l'action du milieu.

Les colonies provenant des Stat. 59 et 60 montrent de très rares articles intermédiaires, mais leurs hydroclades présentent de nombreuses cassures suivies de réparations qui feraient croire à l'existence d'articles intermédiaires plus nombreux, si l'on n'était pas mis en garde contre cette erreur. Ces cassures ont dû être déterminées par les animaux qui marchent sur le fond; elles n'existent qu'à l'état de rareté chez les formes à hydrocaule et hydroclades flexibles.

LIEU DE RÉCOLTE. — Perharidi et le Cerf sur Himanthalies [G]; Stat. 59 sur Eponges ; Stat. 60, sur cailloux.

Halicornaria montagui nov. nom.

Je propose le nom d'*Halicornaria montagui* pour l'espèce des côtes européennes qui a été désignée à tort sous le nom d'*Halicornaria pennatula*. (Ell. et Sol.) En effet, le *Sertularia pennatula* ELLIS et SOLANDER (1786), originaire des Indes Orientales est tout à fait différent, autant qu'on puisse en juger par la figure imparfaite qu'en a donné l'auteur (p. 56, pl. 7, fig. 1, 2) (1). Mais, comme on peut le remarquer et comme l'indique aussi la description, le bord des hydrothèques est denté avec deux des dents (une de chaque côté) plus longues que les autres. Ce carac-

(1) LAMOUROUX (1816 et 1821) n'en donne pas une description originale, mais se contente de copier la diagnose et la figure d'ELLIS et SOLANDER.

tère sépare nettement l'espèce d'Ellis et Solander de la forme européenne signalée pour la première fois par Fleming (1820-1821) et qui avait été récoltée par Montagu (1) sur les côtes d'Angleterre. Cette espèce est la même que celle décrite exactement et figurée par Johnston [(1838), p. 145, pl. XVIII, fig. 1, 2)] et après lui par Hincks [(1868), p. 292, pl. LXIII, fig. 3] ; c'est la même forme que j'ai retrouvée à Roscoff. Le bord des hydrothèques de l'espèce européenne est faiblement sinueux, avec une dent latérale peu accentuée (fig. 6) ; ce qui le distingue de l'espèce d'Ellis et Solander. On ne peut donc conserver le même nom pour deux formes distinctes.

Malgré mes tentatives, je n'ai pu identifier le *Sertularia pennatula* Ell. et Sol. qui reste pour le moment indéterminé. Coughtrey (1874) a figuré d'une façon très grossière une espèce qu'il appelle *Plumularia pennatula* Ell. et Sol. puis (1876), *Aglaophenia pennatula* Ell. et Sol., mais rien ne prouve que sa détermination soit bonne et son dessin ne peut lever l'indécision ; d'après sa description il s'agit bien d'un *Aglaophenia*, puisqu'il signale des corbules.

L'espèce européenne appartient au genre *Halicornaria* par ses gonothèques qui s'attachent à la tige et ne sont entourées d'aucun appareil protecteur, comme chez les *Aglaophenia*.

Cette espèce est rare ; depuis Hincks, elle a été signalée en Irlande par Duerden (1896) et en Écosse par Ritchie (1910-11) ; pour cette raison sa présence dans les eaux de Roscoff est intéressante à noter. Les trois exemplaires de cette région atteignent de 4 à 8 cm.

Cette espèce montre de grandes ressemblances avec l'*Halicornaria plumosa* Allman [(1883), p. 52, pl. XVIII, 4 fig.] et que Marktanner (1890) a nommé *H. allmani* (p. 277, Taf VI, fig. 13), parce que le premier nom était déjà employé. Malgré les analogies, je pense qu'on peut faire de ces deux formes deux espèces distinctes qui dérivent vraisemblablement d'un même type et qui sont séparées par des différences adaptatives.

Chez l'*H. montagui* la dent latérale des hydrothèques a son bord postérieur plus droit ou alors oblique, mais en sens inverse de ce qui existe chez l'*Halicornaria allmani*. Cette dent est, en effet, variable quand on examine un certain nombre d'hydrothèques. Chez l'*H. montagui* le bord

(1) Fleming indique (1821) p. 412 que Montagu, dans une lettre du 27 décembre 1808, l'informe qu'il a découvert le *Sertularia pennatula* d'Ellis sur les côtes du Devonshire et qu'ensuite il lui en donna un bel échantillon. Il est donc juste de donner à cette espèce le nom de celui qui l'a le premier découvert en Europe.

postérieur de la dent latérale devient de plus en plus oblique et l'angle de plus en plus ouvert à mesure qu'on se rapproche de la partie proximale de l'hydroclade et chez les hydrothèques anciennes la sinuosité du bord est tout à fait atténuée (fig. 6).

Au contraire chez l'*H. allmani* (1) l'échancrure située au-dessous de la dent se rétrécit de plus en plus au fur et à mesure qu'on va de la partie distale à la partie proximale (fig. 7). J'ajouterai que la direction générale du bord des hydrothèques fait avec l'axe, chez cette dernière espèce, un angle plus petit que chez l'*H. montagui*.

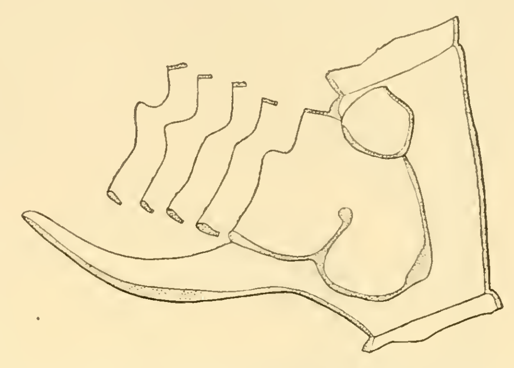


Fig. 6. Article hydrothécal d'*Halicornaria montagui ;* au-dessus, les diverses formes qu'affecte le bord des hydrothèques successives. × 91.

D'autres caractères différentiels peuvent être trouvés dans les dactylothèques. D'abord chez l'*H. allmani* la dactylothèque médiane constitue un tube ouvert à sa base et à son extrémité distale, tandis que chez l'*H. montagui* elle a la forme d'une gouttière, particularité qui n'avait pas été signalée.

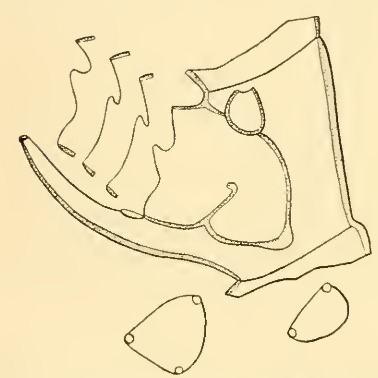


Fig. 7. Article hydrothécal d'*Halicornaria allmani ;* au-dessus les diverses formes qu'affecte le bord des hydrothèques successives ; en bas et à gauche, dactylothèque inférieure, à droite dactylothèque latérale × 91.

Les dactylothèques latérales de l'*H. Montagui* sont plus largement ouvertes vers le haut et un peu du côté ventral (2) ; la dactylothèque médiane forme une gouttière au lieu d'un tube ouvert à sa base et à son sommet.

D'autres différences résultent de la disposition des hydroclades et de la forme des dactylothèques caulinaires. Chez l'*H. montagui* chaque article caulinaire porte deux hydroclades très rapprochés l'un de l'autre, mais alternes, on trouve trois dactylothèques à leur insertion : la dactylothèque inférieure et les deux dactylothèques axillaires ventrale et dor-

(1) J'ai eu l'occasion d'examiner l'espèce type *H. plumosa* Allm. d'où ces caractères sont tirés.

(2) Je rectifie par une nouvelle figure celle que j'ai donnée antérieurement (**1910**) de l'hydrothèque d'*H. plumosa* type (= *allmani*) et où la dactylothèque latérale est représentée à tort tournée du côté ventral (p. 45, fig. 20).

sale ; toutes ces dactylothèques sont du même type que les dactylothèques latérales ; on ne voit pas de mamelon basal. Chez l'*H. allmani* les hydroclades sont portés par des articles séparés et il existe aussi trois dactylothèques à la base ; ce que j'avais pris antérieurement (1910) pour le mamelon basal n'est autre que la dactylothèque inférieure. Ces dactylothèques ventrale et dorsale possèdent deux orifices et la dactylothèque inférieure en a trois.

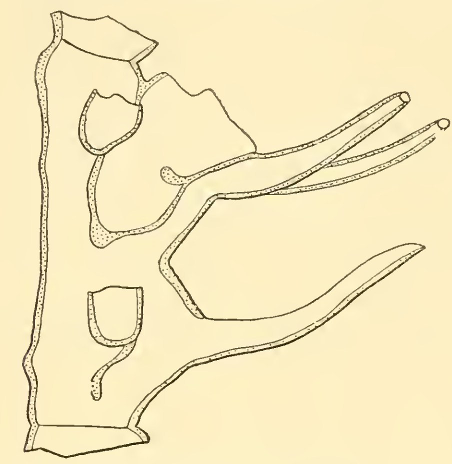


Fig. 8. Anomalies présentées par l'*Halicornaria montagui* × 84.

J'ai observé chez l'*H. montagui* deux anomalies curieuses que je signale car elles sont excessivement rares. Une hydrothèque est incomplète et fermée (fig. 8), la dactylothèque médiane est normale ; l'hydrothèque suivante ne diffère des autres que par le moindre développement de l'épaississement intrathécal, mais elle possède deux dactylothèques médianes au lieu d'une et ces deux dactylothèques sont tubulaires.

Dimensions :

	H. montagui	*H. allmani* (1)
Longueur des articles hydrothécaux (2).......	340-380 μ	310-325 μ
Largeur des articles hydrothécaux (au milieu).	80-120 μ	70-110 μ
Hauteur des hydrothèques (3)..............	280-310 μ	240-270 μ
Largeur des hydrothèques (à l'orifice)........	200-230 μ	160-190 μ

On voit en outre que dans ces deux formes les dimensions sont légèrement différentes.

Lieu de récolte. — Stat. 3 et 58.

Je pense que Marktanner a fait erreur en identifiant la forme qu'il a examinée avec l'*H. plumosa* d'Allman et pour moi il s'agirait d'*H. montagui* ; le dessin donné par cet auteur montre pour le bord une sinuosité qui est caractéristique de cette dernière espèce ; de plus, il dit qu'il n'a pas observé d'ouverture à la base de la dactylothèque médiane, or chez

(1) Dimensions rectifiées

(2) Intervalle des échancrures dorsales.

(3) Intervalle compris entre deux plans perpendiculaires à l'hydroclade, passant par la partie la plus élevée de l'orifice et le fond de l'hydrothèque.

l'*H. montagui* celle-ci est creusée en gouttière et si l'on n'y regarde pas avec attention on croirait que l'on a affaire à un tube continu. Cette erreur n'empêcherait pas de conserver à l'*H. plumosa* le nom d'*H. allmani*, si la forme signalée et décrite par MARKTANNER se rapporte bien, comme je le crois à *H. montagui*.

La forme étudiée par MARKTANNER provient du Cap de Bonne Espérance, et je ferai remarquer que KRAUSS (1837) et BUSK (1850) ont signalé l'*Aglaophenia* (*Halicornaria*) *pennatula* dans l'Afrique du Sud.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1883. ALLMAN (G. J.) Report on the Hydroida dredged by H. M. S. « Challenger » I· *Plumularidæ* (*Rep. scient. Results Chall. Zool.*, 4°, vol. VII, 55 p., 20 pl.).

1911. BEDOT (M.). Notes sur les Hydroïdes de Roscoff (*Arch. Zool. exp.* [5] T. VI, p. 201-228, pl. XI).

1904. BILLARD (A.). Contribution à l'étude des Hydroïdes (Multiplication, régénération, greffes, variations (*Thèses Paris et Ann. sc. nat. zool.* [8], t. XX, p. 1-251, pl. I-VI).

1904 *a*. BILLARD (A.). Hydroïdes récoltés par M. Ch. Gravier dans le golfe de Tadjourah (*Bull. Mus. H. N., Paris*, vol. X, p. 480-485, 4 fig.).

1906. — Expéditions scientifiques du « Travailleur » et du « Talisman ». Hydroïdes, p. 153-244, 21 fig. (*Paris, Masson*, in-4°).

1909. — Revision des espèces types d'Hydroïdes de la collection LAMOUROUX conservée à l'Institut botanique de Caen (*Ann. Sc. nat.* [9], t. IX, p. 307-336, 10 fig.).

1910. — Revision d'une partie de la collection des Hydroïdes du British Museum (*Ann. Sc. nat.* [9], t. XI, p. 1-67, 24 fig.).

1898 BONNEVIE (K.). Neue norwegische Hydroiden (*Bergens Mus. Aarb.* p. 1-15, Taf I et II.)

1850 BUSK (G.). A list of Sertularian zoophytes and Polyzoa from Port Natal, Algoa Bay and Table Bay (*Rep. brit. Ass. f. Adv. Sc.* 20 th. Meet).

1876. CLARKE (S. F.). Description of new and rare species of Hydroids from the New England Coast (*Trans. Connect. Acad.* vol. III, p. 58-66, pl. IX-X).

1907. CONGDON (E. D.). The Hydroida of Bermuda (*Proc. Amer. Acad. Arts, Sc.*, vol. XLII, p. 463-485, 37 fig.).

1874. COUGHTREY (M.). Notes on the New-Zealand Hydroida (*Trans. New. Zeal. Inst.*, vol. VII, p. 281-293, pl. XX).

1876. — Critical notes on the New-Zealand Hydroida, suborder Thecaphora (Ann. Mag. nat. Hist [4], vol. XVII, p. 22, 23, pl. III).

1896. DUERDEN (J. E.). The Hydroids of the Irish Coast (*Scient. Proc. Roy. Dublin Soc.* [N. S], vol. VIII, 1895-98, p. 405-420).

1786. ELLIS (J.) et D. SOLANDER. The natural history of many curious and uncommon Zoophytes collected from various parts of the Globe (*London*, 1786).

1820. Fleming (J.). Observations on the natural history of the *Sertularia gelatinosa* of Pallas (*Edinburgh Phil. Journ.*, vol. II, p. 82-89).

1821. — En français (*Journ. de Physique*, vol. 92, p. 411-418, Paris, 1821).

1868. Hincks (Th.). A history of the british hydroid Zoophytes (*London, Van Voorst*, in-8°, 338. p., 42 fig., 67 Pl.).

1877. — Contribution to the History of the Hydroida (*Ann. Nat. Hist.* [4], vol. 19, p. 148-152, pl. XII).

1903. Jäderholm (E.). Aussereuropaïsche Hydroiden in schwedischen Reichsmuseum (*Ark. Zool.*, Bd. I, p. 259-312, 4 Taf.).

1838. Johnston (G.). A history of british Zoophytes (*Edinburgh, London and Dublin*, 8°).

1837. Krauss (C.F.F.). Beitrag zur Kenntniss der Corallineen und Zoophyten der Südsee (*Stuggart*, 4°).

1816. Lamouroux. Histoire des polypiers coralligènes flexibles vulgairement nommés Zoophytes (*Caen, F. Poisson*, in-8°, 560 p., 19 Pl.).

1821. — Exposition méthodique des genres de l'ordre des Polypiers (*Paris, Vve Agasse*, in-4°, 115 p., 84 Pl.).

1890. Marktanner-Turneretscher (G.). Die Hydroiden des k. k. naturhistorischen Hofmuseums (*Ann. k. k. Hofmus. Wien*, Bd. V, p. 194-286, Taf. III-VIII).

1896. Nutting (C. C.). Notes on Plymouth Hydroids (*Journ. Mar. biol. Assoc. Un. Kingd.* [N. S.], vol. IV, p. 146-154).

1900. — American Hydroids I. The *Plumularidæ* (*Smithson. Instit. U. S. Nat. Mus., Special Bulletin*, in-4°, 285 p., 113 fig., 34 Pl.).

1904. — American Hydroids. II. The *Sertularidæ* (*Smiths. Inst. U. S. nat. Mus. Spec. Bull.*, in-4°, 151 p., 139 fig., 41 Pl.)

1897. Pruvot (G.). Essai sur les fonds de la faune de la Manche occidentale (côtes de Bretagne) comparés à ceux du Golfe de Lyon (*Arch. Zool. exp.* [3], T. 5 p. 511-660, pl. XXI-XXVI).

1910-11. Ritchie (J.). Contribution to our knowledge of the Hydroid Fauna of the West of Scotland (*Ann. of scott. nat. Hist.*).

1873. Sars (G. O.). Bidrag til Kundskaben om Norges Hydroider (*Forh. Selsk. Christiania*, p. 91-150, Tab. II-V).

1897. Schneider (K. C.). Hydropolypen von Rovigno, nebst Uebersicht über das System der Hydropolypen im Allegmeinen (*Zool. Jahrb. Syst.* Bd. X, p. 472-555, 2 fig.).

1912. Stechow (E.). Hydroiden der münchener Museum Staatssammlung (*Zool. Jahrb. Syst.*, Bd. XXXII, p. 333-378, pl. XII-XIII).

1908. Thornely (Miss L. R.). Reports on the marine biology of the Sudanese Red Sea. X. Hydroida collected by Mr. C. Crossland (*Journ. Linn. Soc.*, vol. XXXI, p. 80-85, pl. IX).

1911. Vanhöffen (E.). Hydroiden der Deutschen sudpolar Expedition 1901-1903 (*Deutsche sudpolar Exp.* Bd. 11, Zool., Bd. 3, p. 269-340, 49 fig).

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 51, p. 479 à 500.
10 Novembre 1912

BIOLOGIA NERITICA MEDITERRANEA

RICHERCHE DI ETOLOGIA SULL' ISOPODO TUBICOLO ZENOBIANA PRISMATICA (RISSO)

PER

RAFFAELE ISSEL

Dal laboratorio di Anatomia Comparata della R. Università di Genova e
dal laboratorio marino di Quarto dei Mille

SOMMARIO :

1. - Etologia e Zoologia

Io son persuaso che gli studi di « etologia sperimentale » (1) non debbano soltanto servire come punto di partenza per affrontare gli ardui problemi della psicologia comparata, ma siano degni di venir coltivati anche sotto un punto di vista più strettamente zoologico. Infatti l'indagine metodica sui costumi (in senso lato) degli animali può fornire allo zoologo documenti importanti per acquistare un concetto più largo delle relazioni fra l'animale e l'ambiente ; accanto alla « facies morfologica » giova studiare anche la « facies etologica ».

(1) Preferisco questo nome a quello poco estetico di « comportamento » di cui si valgono alcuni, traducendo alla lettera il « behavior » inglese, nonchè a quello di « physiologie éthologique », adottato dal Bohn e, in termini italiani, dal Brunelli (1910) e dal Polimanti (1912).

In Francia, il Bohn, procedendo sulla via additata dal Giard, studia con cura le condizioni ambienti degli animali in relazione alla variabilità che questi presentano nel modo di reagire, e l'opera sua riesce interessante così per il fisiologo e lo psicologo come per lo zoologo. Negli Stati Uniti le ricerche di « animal behavior » vanno salendo in tanto onore da fornir alimento ad uno apposito periodico (Journal for Animal behavior, dal 1911), collaborano anche zoologi. Questo indirizzo, al quale s'informa, in parte, il presente lavoro, meriterebbe forse di trovare, anche fra i nostri zoologi, un numero meno esiguo di seguaci.

Da qualche tempo vado raccogliendo materiali per la conoscenza etologica di alcuni crostacei isopodi, appartenenti alla famiglia degli Idoteidi, ed abitatori delle praterie di *Posidonia* lungo le coste Liguri.

Le specie considerate, perchè più comuni ed interessanti, sono tre : *Idothea hectica* Pall, *Stenosoma appendiculatum* (Risso), *Zenobiana prismatica* (Risso). Le prime due si attaccano generalmente alle foglie di *Posidonia*, e sono degne di nota sopratutto per la spiccata omocromia col substrato vegetale ; la terza non si trova che in via temporaria sulle foglie ed è interessante per la sua abitudine di vivere rifugiata entro a cannucce. Scopo delle mie ricerche sarebbe di determinare e di comparare, fin dov'è possibile, il tipo etologico di questi animali in relazione coll'ambiente. In queste prime pagine mi occuperò soltanto della *Zenobiana prismatica*, riferendomi agli altri due Idoteidi soltanto per poche osservazioni di confronto.

Il materiale venne pescato a Portofino (Liguria) fra 2 e 10 metri di profondità e mantenuto vivente, in piccoli acquari, a Quarto dei Mille.

2. - Diffusione dell'habitat tubicolo nel gen. Zenobiana secondo i cenni di alcuni autori

Brevissimi cenni, aggiunti a descrizioni tassonomiche, rappresentano tutto quanto era noto finora intorno ai costumi tubicoli della *Zenobiana prismatica*.

Il Risso (1826), che diede il nome questo Isopodo, si limita a dire, a proposito del suo habitat : « dans les interstices des polypiers corticaux » ; ora non è facile il capire che cosa abbia voluto intendere con questa frase il naturalista nizzardo, dal momento ch'egli riunisce sotto il nome di *olypiers corticaux* disparatissimi organismi, quali sarebbero le gorgonie e le alghe incrostanti. G. Dollfus (**1894-1895**) è più esplicito : « Cette

espèce — egli scrive — habite des morceaux d'algues ou des brindilles de bois dont elle se fait un fourreau ». Gli zoologi della « Marine Biological Association » (1904) riferiscono di aver trovato nei dintorni di Plymouth un esemplare « inhabiting a dead *Zostera* stem ».

Per quanto riguarda le specie esotiche di *Zenobiana*, riunite finora sotto il nome generico di *Cleantis* DANA (1), ricorderò un cenno di G. M. THOMSON, riportato dal CHILTON (1899), il quale si riferisce alla *Zenobiana tubicola* (THOMSON) :

« The tube in which this animal was found is about ½ inch long and appears to be part of some plant. Whether the presence of the animal in this tube is accidental or habitual is uncertain, but the short legs and strong antennæ seems to favour the latter supposition ».

Finalmente la Signorina RICHARDSON (1912) nella sua descrizione della *Zenobiana Japonica* (RICH.) si esprime così :

« *Cleantis planicauda* BENEDICT, *Cleantis linearis* DANA, *Cleantis occidentalis* RICHARDSON also have the narrow body and short fourth pair of legs. The tube-dwelling habit is perhaps common to all these species ».

Queste concise indicazioni bastano per dimostrare come l'*habitat* tubicolo sia generale, o almeno molto largamente diffuso nel gen. *Zenobiana*.

3. - Qualità e scelta dell'abitazione

Nessuno ha detto se la dimora della *Zenobiana prismatica* sia fissa o mobile, se comunichi coll'esterno mediante un apertura sola o mediante due, se l'impiego che ne fa l'animale risulti subordinato ad una certa scelta o dipenda da fortuito incontro.

Poichè si tratta di punti non indifferenti per lo studio dell'etologia, giova rendersi conto in modo preciso di siffatte relazioni.

Le cannucce che ho esaminato sono in grande maggioranza libere, appartenendo a frustoli di piante terrestri che i venti oppure i corsi d'acqua hanno trascinato al mare. Due sole volte mi è occorso di osservare dimore fisse, di scoprire cioè individui di *Zenobiana* alloggiati in piccole radici cave, ancora *in situ*. Queste radici cave si diramavano dal rizoma nodoso di una *Posidonia Caulini* KOEN. Quando si tratta di pezzetti di fusto, questi sono per lo più pervii, così, fra 151 osservati, ne ho contati ben 145 aperti alle due estremità; 6 soltanto occlusi da un nodo.

(1) E'in corso di stampa una nota su questa sinonimia (*Annuar Mus. Napoli*).

Il midollo in alcuni casi è consumato completamente ; in altri ne rimangono resti più o meno abbondanti. Questa circostanza solleva una quistione : la *Zenobiana* profitta di pezzetti di fusto già perforati oppure, provvede, con mezzi propri, a scavare nella cannuccia la galleria che la deve accogliere ? Onde acquistare un indizio intorno a questo punto, ho esaminato il contenuto gastrico di alcuni individui fissati subito dopo la raccolta. In tutti ho trovato brandelli di tessuto legnoso, in qualcuno si notavano anche pochi filamenti di alga, di avanzi animali non ho veduto altro che una setola di anellide policheto.

E' dunque assai probabile che la *Zenobiana* corroda il midollo colle sue robuste mandibole, partecipando così ai costumi scavatori di un altro isopodo : la *Limnoria lignorum*. Non v'ha scelta alcuna da parte dell'animale per quanto concerne la qualità della cannuccia; nel materiale impiegato si trovano infatti frammenti riferibili a monocotiledoni marine (radici di *Posidonia*) a monocotiledoni terrestri (paglie di Graminacee) ; a dicotiledoni di vari gruppi, cosi ho potuto facilmente riconoscere, dai caratteri esterni, ramoscelli nodosi di ciliegio, cauli a sezione tetragonale di una Labiata, ecc. Una volta verificata la grande varietà del materiale, mi è sembrato inutile di procedere ad un esame minuzioso per determinare in modo approssimativo tutte le famiglie vegetali in esso rappresentate.

Una certa scelta compie senza alcun dubbio la *Zenobiana* per quanto si riferisce al diametro interno della cannuccia, questo infatti non mi risultò mai molto superiore a quanto è strettamente necessario per contenere il corpo dell'isopodo.

Ne consegue che una nuova dimora viene sostituita all'antica, allorquando quest'ultima si è fatta troppo angusta. Mentre la *Zenobiana* adulta raggiunge 13 mm. di lunghezza, ho trovato due volte giovani individui lunghi soltanto 5 mm. e già protetti da un minuscolo astuccio. Ho pure rinvenuto, a Quarto, un esemplare lungo 3 mm., già fornito di 7 paia di pereiopodi, ma coi tegumenti ancora diafani, alloggiato in una radichetta tutta contorta di *Posidonia* lunga 4 mm. E' noto che i piccoli isopodi quando escono dall'uovo non hanno che sei paia di pereiopodi. Ora siccome gli individui in questa condizione provenienti da Portofino raggiungono 2 mm. di lunghezza, se ne deve concludere che la penetrazione nel primo nascondiglio debba verificarsi a brevissima distanza dall'acquisto della forma definitiva, cioè dallo stabilirsi del numero normale di zampe ambulatorie.

4. - Movimenti e ritmo vitale.

La *Zenobiana* è stabilmente alloggiata nella sua dimora e, dovunque vada, se la trascina dietro ; come ho già accennato altrove si ha qui un caso interessante di convergenza fra questo isopodo ed i Paguridi simmetrici della fauna indiana appartenenti al gen. *Xylopagurus*, i quali vivono entro a legni cavi, a canne di bambù, ecc. (1).

Quando cammina, emerge dal tubetto col capo e coi primi tre segmenti del pereion, muniti di zampe molto lunghe (in modo speciale il 2° ed il 3°) ; le sole che funzionino da zampe ambulatorie nelle condizioni ordinarie di esistenza. Il moto di traslazione si può agevolmente osservare in un acquario la cui parete inferiore sia ricoperta di sabbia come i fondi a *Posidonia* dove si raccolgono generalmente questi crostacei. E' un' andatura rapida, che diventa qualche volta una vera corsa, durante la quale il crostaceo non sempre tocca il fondo con passo regolare, ma si solleva tratto tratto procedendo a saltelloni. Questa particolarità vien determinata non soltanto dal movimento dei pleopodi, ma anche dal tenue peso specifico della cannuccia, non si verifica infatti nell'animale liberato dalla sua dimora.

Negli acquari ove riunisco un certo numero di *Zenobiana* regna durante il giorno, scarsa animazione. Ma appena scesa la notte i piccoli isopodi diventano irrequieti, e dimostrano una spiccata tendenza a salire in alto ; infatti, se nell'acquario si colloca una pianta di *Posidonia*, non tardano ad arrampicarsi sulle foglie in numero molto maggiore di quanto sogliano fare durante il giorno.

V'è adunque un ritmo vitale determinato dall'alternanza d'un periodo diurno di attività moderata con un periodo notturno di attività intensa.

Degni di nota sono poi altri movimenti, i quali non provocano alcuna traslazione del corpo : le *Zenobiana*, in buone condizioni fisiologiche, non rimangono a lungo immobili, ma ogni tanto, ad intervalli irregolari, fanno capolino dall'apertura o colla testa soltanto oppure coi primi segmenti del corpo, per ritirarsi poi precipitosamente nell'interno.

Mi sono convinto che la causa principale di queste apparizioni e scomparse successive risiede in differenze, anche molto tenui, che si producono nella intensità della luce.

La riprova sperimentale è delle più semplici ; basta cogliere il momento

(1) Brevi notizie sulla *Zenobiana* contiene un mio lavoro, in corso di stampa, intorno al bentos delle Posidonie (*Zool. Jahrbücher, Syst.*).

in cui il crostaceo sporge dalla cannuccia e far passare la mano anche ad una certa altezza al recipiente in cui si trova perchè l'ombra tenuissima così prodotta lo faccia immediatamente scomparire nel suo nascondiglio Ho ripetuto l'esperimento tante volte da poter escludere in modo assoluto che la coincidenza fra il passaggio dell'ombra e l'atto del crostaceo sia dovuta al caso.

Giova osservare che mentre l'animale sta camminando, un oscuramento, sia pure inteso ed improvviso, non vale a determinare la retrocessione nel tubo. Di notte, tanto l'animale fermo quanto l'animale in moto non sembrano manifestare speciale sensibilità di fronte all'alternarsi di luce e di ombra. Siffatte reazioni appartengono al novero di quelle che il Loeb (**1906**) ed il Bohn (**1911**) ascrivono alla sensibilità differenziale ed è notevole come si ritrovino, per convergenza, in animali tubicoli di gruppi diversi.

Considerando l'utilità del fenomeno, potremmo ricordare che agli irudinei del gen. *Branchellion* (Bohn) riesce vantaggiosa la reazione positiva al passaggio di un' ombra, perchè il *Branchellion* può attaccarsi in tal modo, quale parassita esterno, al pesce che ha proiettato l'ombra. Alla *Zenobiana*, come al *Clibanarius* torna invece utile la reazione negativa, poichè nel suo ambiente naturale l'ombra (se non è prodotta da nubi) è molto spesso determinata dal passaggio di un pesce che non tarderebbe a divorare il piccolo isopodo ove questi non fosse protetto.

Infatti mi consta da personale esperienza che il *Gobius paganellus* ed il *Blennius pavo* mangiano avidamente le *Zenobiana* spoglie del loro astuccio, mentre si contentano di addentare una volta, e lasciar subito cadere senza ulteriori tentativi i tubetti entro ai quali sta rannicchiato il crostaceo, ed è probabile che altri pesci si comportino nella stessa maniera.

L'animale adulto, com'è naturale, non può spontaneamente nuotare. Ciò malgrado non ha perduto del tutto l'attitudine a questo genere di locomozione, tolto infatti dalla cannuccia e lasciata libera nell'acqua ad una certa distanza dal fondo, si mantiene per breve tempo in equilibrio colle rapide vibrazioni dei pleopodi, tenendo il corpo leggermente inflesso e descrivendo, con oscillazioni continue dall'alto in basso, una linea a zig-zag lungo le pareti dell'acquario; ben presto però si lascia cadere al fondo.

La *Zenobiana*, appena uscita dalla tasca incubatrice della madre,

fa delle nuotate assai più lunghe dirigendosi, più o meno direttamente, verso la parte più illuminata del vaso.

5. - Reazioni tigmopatiche; morte apparente.

Ciò che v'ha di più saliente nel modo di comportarsi della *Zenobiana* estratta dal suo tubo, è la prontezza colla quale suole attaccarsi a qualunque substrato solido che le capiti, purchè le offra sufficienti appigli. I sassolini e i tubi di vetro, a mo' d'esempio, vengono abbandonati dopo una brevissima esplorazione ; per contro l'animale aderisce a frammenti di legno di qualsiasi forma e dimensione ; l'ho veduta attaccarsi tenacemente a minuzzoli di legno che avevano lunghezza appena bastevole per dar appiglio alle prime tre paia di pereiopodi.

Se incontra una mezza cannuccia non tarda a penetrarvi e senz'altro vi si adatta, se dispone invece di una striscia di legno piano, sospesa nell'acqua, la percorre per tutta la lunghezza sulla faccia superiore, poi passa sulla faccia inferiore, a riparo dalla luce e quivi si trattiene per un tempo più o meno lungo.

Questa reazione, mercè la quale il crostaceo ricerca il più esteso contatto possibile col substrato che lo stimola, attaccandosi poi al substrato medesimo, rientra nel campo delle tigmopatie, adoperando questo vocabolo per denotare reazione di contatto con traslazione del corpo. Lo manifestano in maniera ancor più evidente i due Idoteidi verdi che vivono sulle foglie di *Posidonia : Idotea hectica* PALL. e *Stenosoma appendiculatum* (RISSO).

Mentre se ne stanno immobili, attaccati alla foglia, basta toccare le loro zampe anteriori con una striscia di metallo perchè abbandonino immediatamente la pianta e si attacchino al nuovo substrato, fermandosi sempre sulla faccia meno esposta alla luce, ed agganciandosi, con un certo numero di pereiopodi, ai margini della striscia. Presi e poi liberati nel bel mezzo dell'acquario, nuotano con maggiore agilità e più a lungo della *Zenobiana*, sempre però colla tendenza ad attaccarsi al primo oggetto che incontrino sul loro cammino, anche se questo ha colore molto diverso da quella della foglia di *Posidonia*, loro sede abituale.

A questi tigmotactismi è impossibile negare un carattere di adattamento, l'aderenza ben salda al substrato è vantaggiosa in ambiente soggetto al moto delle onde, nè l'immobilità prolungata riesce meno utile al crostaceo, poichè la preda che si muove, assai più della preda ferma suol richiamare gli assalti dei pesci carnivori.

Circostanza che inceppa di molto i movimenti della *Zenobiana* è la facilità di cadere nella stato di morte apparente, durante il quale le zampe si mantengono rigide e ripiegate contro il corpo e l'immobilità è perfetta. Posso confermare, in massima, quanto risulta dalle esperienze del FABRE intorno a certi coleotteri e del POLIMANTI (**1912**) sopra alcuni crostacei decapodi marini, per ciò che concerne la dipendenza del fenomeno dalla temperatura ambiente; allorquando la temperatura dell'acqua marina non supera 13° le crisi di morte apparente si succedono assai frequenti; basta un guizzo un po' brusco, un piccolo urto, un movimento un po' disturbato da una disuguaglianza del fondo dell'acquario perchè la *Zenobiana* si fermi di botto ed irrigidisca i suoi arti, spesso rovesciandosi sul dorso; per contro, quando la temperatura dell'acquario si aggira intorno ai 20°, il fenomeno si produce molto di rado, ed ha una durata assai minore; d'estate quando la temperatura del laboratorio si innalza oltre a 25° la posizione di morte apparente viene assunta di nuovo con una certa frequenza.

Richiamiamo l'attenzione dei lettori sopra un particolare interessante: lo stato di morte apparente non è distinto dall'attività normale in modo assoluto, almeno nei casi studiati in cui l'animale, privo della sua cannuccia, giaceva immobile sul dorso. Talvolta lo stimolo meccanico delle appendici dà luogo a riflessi abbastanza pronunciati: incurvamento delle seconde antenne, agitazione vivace e perfino moto di prensione dei primi tre pereiopodi; leggero movimento all'indietro degli ultimi; tal'altra vi è completa insensibilità. Ho visto in alcuni individui continuare i movimenti respiratorî dei pleopodi (zampe addominali) in altri le vibrazioni dei pleopodi subire una sosta.

6. - Aderenza alle pareti del tubo e penetrazione nel tubo

Con qual mezzo la *Zenobiana* si attacca alle pareti della sua dimora? Qualche cenno intorno alla morfologia esterna del corpo ed in particolare delle appendici riuscirà utile per chiarire questo ed altri punti che si riferiscono alla etologia del crostaceo.

L'adattabilità della forma ad un foro cilindrico si rivela nel decorso parallelo dei margini del corpo e nella convessità molto accentuata della superficie dorsale. Le prime antenne sono brevi e sottili; brevi, tozze e robuste le seconde. I pereiopodi (zampe toraciche) delle prime tre paia sono diretti in avanti ed hanno lunghezza crescente dal primo al terzo.

Brevissimo, quasi rudimentale è il quarto paio, rivolto dall'interno all'esterno ; le ultime tre paia sono dirette all'indietro ed hanno lunghezza crescente dal quinto al settimo ; i cinque pleopodi (zampe addominali natatorie) sono stipati in breve spazio, sì da occupare appena 1/5 della lunghezza totale del corpo ; gli uropodi (zampe caudali), com'è norma negli Idoteidi, ripiegandosi sui pleopodi e giungendo a reciproco contatto lungo la linea medio-ventrale formano, a protezione di queste appendici, una sorta di opercolo.

La femmina è di color bruno o bruno-rossiccio chiaro ; il maschio



Fig. 1. Un pereiopodo del IV paio (i 5 articoli terminali). Ingrandimento ridotto di 1/4.

Fig. 2. Setole adesive del 4° articolo nei pereiopodi del IV paio. Ingrandimento ridotto di 1/4.

se ne distingue per la tinta generale alquanto più fosca, che si accentua nel capo e nelle antenne, ove diventa di un bruno molto carico, quasi nero ; tranne che all'apice delle prime antenne ove spicca una macchiolina bianca, e al flagello delle seconde antenne, bianco-giallognolo cerchiato da uno o più anelli bruni. Inoltre, nel maschio, il flagello delle seconde antenne è ornato, nella sua faccia inferiore, di una folta spazzola di setole, che manca al sesso femminile ; questo carattere, apprezzabile mediante il soccorso di una semplice lente, basta per distinguere con sicurezza il maschio dalla femmina quando si presentano femmine a tinta scura, nelle quali la colorazione non offrirebbe un criterio abbastanza sicuro.

Una conformazione di questo genere si presta per aderire fortemente alla parete del tubo, tant'è vero che volendo tirarne fuori l'inquilino colle pinze, occorre vincere una resistenza assai grande in confronto alla piccola mole del corpo. Tale resistenza è dovuta sopratutto ai pereiopodi del quarto paio. Estratta la *Zenobiana* dal suo astuccio, presentiamole un substrato qualunque, per esempio un pezzetto di legno a superficie piana ; l'animale vi si aggrappa immediatamente. Se poi si mette in cammino per spontaneo impulso o perchè stuzzicato con un ago all'estremità posteriore, si vedrà che nella locomozione i pereiopodi del quarto paio toccano ben di rado il substrato. Punzecchiando fortemente queste zampe non si ottengono che movimenti dall'indentro all'infuori e viceversa.

L'aspetto microscopico dell'arto è specialmente interessante quando se ne considerino i cinque articoli terminali (fig. 1). Questi articoli appariscono irti di grandi setole appattite, un poco ricurve, munite sul fianco di una setolina capillare. In tutto si contano, sui cinque articoli menzionati una trentina di setole, tutte dirette obliquamente in avanti. La disposizione loro s'intuisce particolarmente efficace nel quarto articolo, ove due serie di cinque oppure sei setole ciascuna cominciano al margine anteriore dell'articolo per convergere alla parte mediana dello stesso (fig. 2) ; per contro nelle altre paia di zampe si vedono setole in numero assai più scarso, disseminate su di una superficie più vasta e mai ordinate in serie convergenti.

Ora, data la direzione nella quale agiscono gli arti, facilmente s'intende come i movimenti dall'indentro all'infuori raggiungano l'effetto di incastrare le grandi setole nelle asperità delle pareti e di assicurare quindi un'aderenza ben salda dell'animale alla sua dimora.

Per osservare il modo di penetrazione della *Zenobiana* nel suo tubetto, cominciamo col trarla fuori dal tubetto stesso, aprendolo colle dovute precauzioni, oppure soffiandone via l'animale. Aspettiamo che questo sia tranquillo, e si riabbia dall'eventuale accesso di morte apparente, indi porgiamogli una cannuccia aperta alle due estremità, come quelle che normalmente gli servono di riparo. Avvertita la presenza della cannuccia, la *Zenobiana* non penetra subito nell'interno, ma compie una rapidissima ricognizione all'ingresso (fig. 3). Questo esame preliminare è affidato specialmente alle robuste antenne del secondo paio, le quali piegandosi fin quasi a descrivere un angolo retto, battono ripetutamente l'orlo della cannuccia, la secondano però anche i pereiopodi delle prime

tre paia. Indi l'animale penetra nel tubo, lo percorre in tutta la sua lunghezza e va ad affacciarsi alla estremità opposta.

E' un sistema di penetrazione nel nascondiglio, evidentemente adatto alla condizione che si presenta di gran lunga più frequente in natura ; quella del fusto pervio. Ci domandiamo se il complesso di atti onde si compone il patrimonio etologico della specie le permetta di adattarsi ad una condizione che la natura sembra offrirle soltanto in un numero limitatissimo di casi. L'esperimento è assai semplice ; ad una *Zenobiana* priva di ricovero presentiamo una cannuccia otturata ad una delle estremità mediante una goccia di ceralacca.

L'isopodo penetra nella cannuccia col procedimento dianzi descritto. Ecco che di lì a pochi istanti ricompare all'imboccatura la estremità-tronca dell'addome, segno che l'animale si è riportato alquanto indietro, poi l'addome scompare di nuovo, come se il crostaceo tornasse all'assalto, cercando di vincere la resistenza opposta dal diaframma di ceralacca. Dopo qualche momento, altra comparsa dell'addome, ma questa volta l'animale vien fuori completamente dal tubo e frettolosamente si aggrappa al margine superiore dell'apertura, si avanza per pochi millimetri lungo la parete superiore tanto da puntellarsi colle prime tre paia di zampe, quindi inarca il corpo a semicerchio e introduce l'addome nella cavità ritirandosi poi nel tubo quanto è necessario per mantenersi nella posizione normale (fig. 4.).

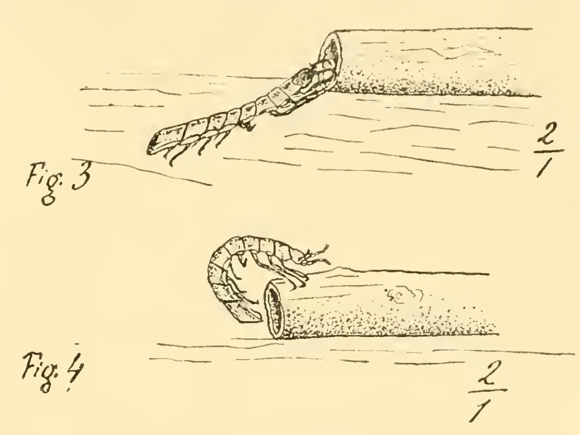


Fig. 3. Esplorazione e penetrazione col capo $^2/_1$.
Fig. 4. Penetrazione coll'addome.

Ho ripetuto l'esperienza molte volte e verificato che le cose procedono sempre nello stesso ordine ; varia però il tempo che intercede fra la penetrazione col capo e quella definitiva coll'addome, anche prescindendo dagli eventuali accessi di morte apparente che nel frattempo si producono. Inoltre si possono osservare fra i due atti essenziali retrocessioni parziali più o meno numerose, simili a quella che abbiamo descritta. Nelle

mie esperienze il tempo ha variato da una ventina di secondi fino ad 8 minuti e il numero delle retrocessioni da 0 fino a 22, ed è risultato che allorquando la temperatura dell'acqua raggiunge un grado elevato (intorno a 20°) le *Zenobiana* sono assai più vivaci che nell'acqua fredda, durante l'inverno, ed eseguiscono più in fretta, molte volte senza tentativi intermedi, l'accennato rivolgimento.

Non è pura supposizione il ritenere che si tratti realmente di tentativi intermedi. E' facile accertarsi di ciò quando si disponga di tubetti nei quali è aperta una piccola finestra vicino alla estremità otturata, oppure si introduca il crostaceo entro a tubetti di vetro, il cui diametro interno sia di circa 2 mm. Vediamo infatti la *Zenobiana* battere la estremità chiusa con colpi rapidi e cadenzati delle seconde antenne e delle zampe toraciche, specialmente di quelle del secondo paio che più delle altre si protendono in avanti.

Non volendo limitarci alla pura verifica dell'atto e cercando di studiare un poco le circostanze che lo determinano, si affacciano subito due domande :

1° La penetrazione coll'addome è un atto che il crostaceo può compiere di punto in bianco, in presenza di condizioni nuove, oppure è coordinato ad atti precedenti ?

2° La penetrazione coll'addome, dopo la prova fallita di collocarsi nel tubo col capo all'innanzi, dipende dal fatto specifico del tubetto impervio, oppure è un modo di reagire ad una impressione meno precisa ?

Di fronte alla prima domanda mi sembra importante il porre in rilievo un particolare che risulta dalle esperienze precedenti ; una esplorazione, per quanto fugace precede l'entrata col capo, mentre all'uscita definitiva tien dietro, senza verun preambolo, l'entrata coll'addome. Ugualmente interessanti ritengo poi alcuni dati sperimentali : ad un maschio molto vivace presento, con precauzione, un tubetto dalla parte otturata. L'animale procede alla solita esplorazione, fallita la quale si arrampica sulla parete superiore del tubetto, e corre alla estremità aperta, ove penetra, *more solito*, col capo; e soltanto dopo aver provato dall'interno la resistenza del diaframma esce e poi s'introduce coll'addome; Si può ripetere l'esperienza molte volte di seguito senza che il procedimento venga modificato. D'altra parte una *Zenobiana*, naturalmente alloggiata in una cannuccia chiusa ad uno dei capi, quando ne venga scacciata, adopera per rientrarvi la tecnica cefalica e non la tecnica caudale.

A fine di rispondere alla seconda domanda mi sono servito di parecchi artifizi. Uno di questi consiste nell'adoperare dei pezzetti, completamente pervii, di paglia secca e quindi galleggiante alla superficie dell'acqua. Con una pinza tengo ferma la cannuccia contro al fondo e la presento ad una *Zenobiana* abbastanza vivace ; aspetto che il crostacco si sia introdotto col capo, ma non gli lascio tempo di mettere a riparo tutto il corpo e libero la cannuccia, che sale rapidamente a galla. Che cosa fa la *Zenobiana* ? In alcuni casi tutto si riduce ad un agitarsi incomposto delle zampe, in un caso invece l'ho veduta uscire precipitosamente dal suo astuccio e rientrarvi subito mediante la tecnica addominale or ora descritta.

Altro espediente : Spacco longitudinalmente uno dei soliti tubetti, ma non per tutta la lunghezza, lasciando cioè intatto un anello lungo circa 4 mm. ; metto la cannuccia così ridotta a disposizione di una *Zenobiana* isolata poco prima. Questa entra senza indugio, ma evidentemente la incompleta protezione le arreca disagio, poichè, qualche minuto più tardi, retrocede, si trae fuori dalla cannuccia e vi rientra immediatamente coll'addome.

Mi sembra che tutto ciò dimostri due cose :

1° I due atti : penetrazione colla testa e penetrazione coll'addome sono concatenati ; il secondo non si produce di botto nell'individuo libero, ma soltanto come conseguenza dell'uscita dal tubo per qualche sensazione sgradevole esercitata sull'animale nell'interno della sua dimora.

2° Il secondo atto : penetrazione coll'addome, corrisponde, biologicamente parlando, ad una delle condizioni naturali dell'abitazione ; alla meno frequente. Nondimeno esso non si produce come reazione specifica alla chiusura di uno sbocco, ma apparisce connesso anche ad impressioni meno precise; ad una condizione di generale disagio. Crederei che si tratti qui di un processo associativo. E, in tesi generale, tutto mi fa ritenere che le attività psichiche della *Zenobiana* siano poco meno complesse di quelle dei crostacei decapodi meglio dotati, ad esempio dei Paguridi, astraendo, ben inteso dall'assenza di fenomeni simbiotici. Sebbene non disponga ancora di verifiche sperimentali, suppongo che i fenomeni di memoria associativa, che alcuni autori, come il Brunelli (1912) giudicano tanto importanti nella vita dei Paguridi, concorrano a perfezionare l'istinto della *Zenobiana*.

7. - Di alcune reazioni caratteristiche della Zenobiana in tubi completi e in tubi dimezzati.

Descritti e discussi alcuni fatti relativi al soggiorno ed alla penetrazione nel tubetto vegetale, non voglio lasciare da parte un'altra questione interessante per l'argomento che ho impreso a trattare. Mi propongo di studiare come la presenza dell'astuccio vegetale modifichi qualche reazione caratteristica dell'animale, occupandomi soltanto degli stimoli tattili, ai quali si deve attribuire come abbiamo già notato, una grande importanza nel definire il tipo etologico di questi crostacei. Esaminerò prima di tutto come reagiscano a stimoli tattili le *Zenobiana* rifugiate in tubetti longitudinalmente dimezzati, o libere sul fondo. Aspetto il momento in cui l'individuo, entri spontaneamente nella cavità e vi si mantenga tranquillo ed a suo agio con tutto il corpo, senza sporgere neppur colle antenne ; in tal caso, tranne la mancanza di protezione dal lato dorsale, le sue condizioni non differiscono per nulla da quelle di un individuo ben rintanato entro alla cannuccia intatta. Allora, mediante un ago, stimolo le antenne ed il tegumento dorsale ed ho cura di presceglìere non già un punto qualunque nell'interno dei segmenti, ma bensì il limite fra due segmenti consecutivi, raggiungendo così lo scopo di ottenere più precisi riferimenti. In 12 esperienze ho ottenuto i seguenti risultati :

Toccando il margine anteriore del capo ed il limite fra il capo ed il primo segmento toracico, limite che indicherò con capo/I, si osserva un movimento piuttosto brusco all'indietro ; qualche volta un vero balzo all'indietro. Toccando gli intersegmenti I/II e II/III (denoto con lettere romane i segmenti successivi del pereion o torace) si osserva un movimento meno accentuato all'indietro, in qualche caso questo movimento si produce molto debolmente o non si produce affatto per II/III. L'intersegmento IV/V non dà per lo più alcun responso ; soltanto in alcuni casi avviene un movimento appena percettibile all'indietro oppure all'innanzi. Toccando V/IV l'animale reagisce con un movimento ben deciso in avanti. Spostamenti nella stessa direzione si determinano stimolando VI/VII e VII/pleon (addome), come pure un punto qualunque della superficie dorsale o di quella posteriore, obliquamente troncata, del pleon, anzi in quest'ultimo tratto la reazione è di regola assai più energica che non negli ultimi segmenti toracici.

Possiamo adunque concludere che quando l'animale aderisce comple

tamente ad un substrato, la stimolazione dorsale dei segmenti anteriori produce un movimento di regresso, la stimolazione dei segmenti posteriori un movimento di progressione, mentre le due regioni caratterizzate da opposti riflessi sono separate da una zona neutra (o quasi neutra) che ha per centro il IV segmento, ma può estendersi anteriormente al III, e posteriormente al V (fig. 5).

Non ho ancora compiuto ricerche altrettanto minuziose sui due Idoteidi delle foglie di *Posidonia : Idotea hectica* PALL. e *Stenosoma appendiculatum* (RISSO); posso però accennare, a titolo di confronto, come si comporta, in linea generale, il secondo. E' un isopodo di genere affine a *Zenobiana*, ma da questa ben distinto per la forma appiattita,

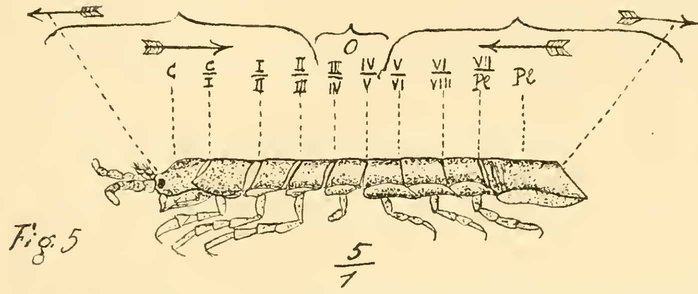


FIG. 5. *Zenobiana prismatica* di profilo. Le frecce superiori indicano il senso della reazione motoria nella cannuccia intera; le frecce inferiori il senso della reazione motoria nella cannuccia dimezzata. Lo zero indica la zona neutra.

anzichè convessa del corpo, per gli epimeri triangolari e sporgenti, per l'addome a ferro di lancia, per le sette paia di zampe toraciche tutte presso a poco ugualmente sviluppate. Di color verde smeraldo con qualche macchietta bianca, se ne sta attaccato alle foglie di *Posidonia* e vi rimane immobile anche per qualche ora. Ora lo *Stenosoma* attaccato alla foglia si comporta di fronte agli stimoli tattiii, come la *Zenobiana* rannicchiata nella mezza cannuccia. Anche nel caso dello *Stenosoma* la parte anteriore del corpo risponde alla stimolazione dorsale con una reazione motoria all'indietro, la parte media non reagisce, la parte posteriore risponde con un movimento all'innanzi.

Per quanto concerne le appendici le prime antenne, in posizione normale stanno rivolte obliquamente in alto coi bastoncini olfattorí spiegati a ventaglio. Un colpetto a queste antenne determina un rapido moto di depressione delle stesse; le seconde antenne, quando sono ben applicate contro le pareti dell'astuccio, non reagiscono sensibilmente.

La *Zenobiana* isolata dalla sua dimora, cioè in una condizione assai più lontana dalla normale e ferma sul fondo sabbioso, reagisce agli stimoli dorsali sui segmenti posteriori col solito movimento in avanti; i segmenti anteriori danno reazioni poco energiche e mal definite.

Se l'animale emerge col capo dalla mezza cannuccia, in modo che le seconde antenne sporgano liberamente, si determina toccando queste antenne con un ago, l'incurvamento delle antenne stesse ed un moto abbastanza vivace di prensione dell'oggetto stimolante da parte dei primi pereiopodi.

Lo Jennings (1906) osservò nel lombrico fatti analoghi a quelli poc'anzi descritti : movimento retrogrado per stimolazione dei segmenti anteriori e moto in senso opposto per stimolazioni posteriori ; egli crede che siffatte reazioni siano adattate all'esistenza normale dell'anellide, inquantochè l'animale aggredito dalla parte anteriore fuggirebbe con un movimento retrogrado e viceversa. Seguendo lo stesso ragionamento noi dovremmo prevedere che le reazioni poste in rilievo nella *Zenobiana* si mantengano tali e quali entro al tubetto e servano al crostaceo per sfuggire a qualche nemico. Ma se noi ci facciamo ad indagare come si comporti la *Zenobiana* comodamente stabilita nel suo tubetto, ci persuaderemo invece che le cose procedono in modo affatto diverso. Sulle prime avevo pensato di adoperare in queste esperienze dei tubi di vetro, ma ho veduto che in tal guisa l'animale si trova a disagio e le sue reazioni corrono il rischio di essere alterate.

Per lo studio della quistione si prestano abbastanza quegli individui, i quali spontaneamente hanno eletto dimora entro a pagliuzze sottili. In tali condizioni gli spostamenti del corpo, che si profila come una macchia oscura attraverso alle pareti translucide dell'astuccio, si possono agevolmente verificare anche dall'esterno. Perchè tutte le condizioni (tranne la cavità a tubo anzichè a doccia) si mantengano uguali a quelle delle precedenti esperienze, aspetto che l'animale si trovi completamente a riparo nella sua casa, indi con un fuscello o con un bastoncino di vetro piegato ad angolo retto, stimolo prima la parte posteriore, poi la anteriore. Il risultato di queste esperienze è precisamente il contrario di quanto era lecito prevedere in base alle altre dianzi ricordate. Tocchiamo l'estremità caudale e ritiriamo subito il bastoncello ; l'animale dà un balzo all'indietro e viene a sporgere l'estremità posteriore dall'apertura corrispondente. Qualche volta la ritira subito, qualche altra volta invece rimane per parecchi secondi in quella posizione. Se mentre l'addome emerge

ancora dall'apertura lo tocchiamo di bel nuovo, si osserva quasi sempre un altro scatto all'indietro.

Ora esercitiamo lo stimolo dalla parte del capo ; la reazione si manifesta allora sotto forma di un movimento rapidissimo all'innanzi (fig. 5), e, se il bastoncello non è sollecitamente ritirato, l'animale vi si avvinghia per qualche istante coi lunghi pereiopodi anteriori.

Gli esemplari molto vivaci danno prova talvolta di una sensibilità veramente squisita. Mi sono accorto infatti come in alcuni casi non sia necessario di applicare lo stimolo direttamente sul corpo ; qualche colpetto all'apertura posteriore (quella cioè verso la quale è diretto l'estremo posteriore del corpo), ed ecco un movimento subitaneo di retrocessione ; qualche colpetto all'apertura anteriore e tosto l'animale si precipita minaccioso in avanti. Non saprei interpretare altrimenti questo responso a distanza se non ammettendo che la *Zenobiana* reagisca in questo caso non già ad uno stimolo localizzato, ma alle vibrazioni trasmesse dai margini estremi alle pareti della cannuccia.

Gli animali torpidi, quelli rimasti troppo a lungo in acquario con insufficiente nutrimento non reagiscono affatto o tutt'al più reagiscono molto debolmente.

E' legittimo pensare che il modo di comportarsi della *Zenobiana* rinchiusa nel suo tubo, di fronte a stimoli esterni, rappresenti una reazione con caratteri di adattamento, poichè l'animale respinge con tal mezzo gli intrusi che si accingono a penetrare nella sua dimora. Se l'ospite poco gradito possa essere un animale di specie diversa, ancora non mi è dato di conoscere ; ho scoperto una volta, rimpiattata nella cannuccia di una *Zenobiana*, la larva di un dittero marino indeterminato, ma non escludo che il reperto sia puramente eccezionale.

Per contro non v'ha alcun dubbio che la difesa si eserciti soventi volte contro altri individui di *Zenobiana*. Difatti le *Zenobiana* private del consueto riparo, tentano sempre di penetrare in cannucce già occupate ogni qual volta ne trovino sul proprio cammino, e non è difficile coglierle sul fatto. Avviene sovente che, dopo di essersi introdotto per pochi millimetri nel foro, l'invasore venga bruscamente ricacciato. Se la penetrazione è avvenuta dalla parte posteriore, è l'addome che lo respinge, se invece è avvenuta dalla parte anteriore l'intruso viene afferrato dalle zampe toraciche anteriori dell'inquilino e i due restano per qualche istante avvinghiati, ma poi si separano senza lottare. Può anche succedere che l'individuo in cerca di casa riesca a penetrare completamente col capo

all'innanzi, ma appena uscito e mentre sta compiendo la caratteristica manovra per collocarsi coll'addome all'ingiù, ecco sopravvenire il primo occupante che lo scaccia. L'altro allora, ch'era già riuscito ad aggrapparsi alla parete superiore del tubo, va avanti nella stessa direzione, corre alla estremità opposta e qui ritenta, con uguale insuccesso, di introdursi nella cannuccia. Ho visto alcune *Zenobiana* ripetere un gran numero di volte questi tentativi infruttuosi, e finir poi col rimanere attaccate alla parte esterna del tubetto.

8. - Coabitazione coniugale.

Conformemente al modo di comportarsi della *Zenobiana* coi suoi simili, non dovremmo logicamente raccogliere che frustoli abitati da un solo inquilino. In pratica ciò non è sempre vero, poichè a complicare la questione compariscono, in primavera, alcuni tubetti abitati da due esemplari di *Zenobiana*.

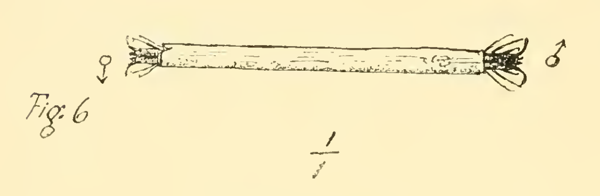


Fig. 6. Cannuccia coniugale.

Si tratta allora o di un ramoscello biforcato, in cui da ciascun ramo della biforcazione fa capolino un crostaceo, oppure di un ramoscello semplice, animato, alle opposte estremità, da due individui coabitanti coda contro coda (fig. 6). Sopra 151 cannucce che ho esaminato, 142 contenevano un solo individuo, due erano tubetti biforcati con due individui, 7 erano tubetti semplici con due inquilini. In quest'ultimo caso la deambulazione è ridotta ad un curioso problema : i due sono di mole e di robustezza molto differente : e allora il più debole vien trascinato passivamente o quasi dal più forte, questo, come ho potuto più volte osservare, procede rapidamente per la sua strada, quello non fa che agitar le zampe di tanto in tanto, annaspando il terreno senza pratico risultato. Meno assurda è la condizione dei due inquilini allorchè le dimensioni del corpo sono presso a poco uguali. Ho osservato che or l'uno or l'altro degli abitanti assume in tal caso l'iniziativa e la guida del movimento ; però mi è occorso talvolta di vedere come i due individui tentassero di muoversi voltando contemporaneamente in direzione opposta, e allora la cannuccia, sollecitata dalla coppia di forze, compiva un movimento rotatorio più o meno continuato.

Come mai può mantenersi una tale coabitazione ?

Mi sembra tanto più logica questa domanda inquantochè, pur prescindendo da ogni interpretazione men che obbiettiva, uno almeno dei due coabitanti non dovrebbe sentirsi del tutto a suo agio. Ma esaminiamo attentamente il capo dei due associati e verificheremo subito questo fatto interessante : essi sono sempre di sesso differente ; almeno, tutte le cannucce che ho preso in esame contenevano un maschio ed una femmina. La coabitazione, era facile prevederlo, ha dunque una base sessuale. Non è difficile d'altronde lo indurre che le coppie si possono mantenere indipendentemente dallo stadio di attività sessuale della femmina adulta, poichè in alcune di esse la tasca incubatrice appariva vuota, in altre era piena di uova nei primi stadi della segmentazione ; in altre finalmente conteneva uova coll'embrione già ben delineato.

Volendo esercitare una severa critica sulla mia interpretazione, qualcuno direbbe che il sesso differente dei due coinquilini può essere dovuto al caso ; e che la reciproca tolleranza viene determinata soltanto dalla lunghezza relativamente grande delle cannuccie ove ha dimora al coppia. Un' esperienza molto semplice dissiperà senz'altro questo dubbio. Da una cannuccia rettilinea, ove alloggiano un maschio ed una femmina, taglio via un pezzetto contenente la femmina ; ciò che rimane basta appena per accogliere i due individui ; tolgo allora la femmina dal pezzetto separato e la ripongo nella dimora coniugale così accorciata, coda a coda col maschio. Per quanto abbia aspettato non ho potuto sorprendere alcun movimento di repulsione nè da una parte nè dall'altra e i due hanno continuato a vivere pacificamente. La lunghezza della cannuccia non ha dunque alcuna parte nello stabilire le accennate relazioni di convivenza.

D'altronde, quando ho cercato di provocare ad arte invasioni di tubetti già occupati da maschi o da femmine, ho sempre osservato reazioni repulsive molto vivaci, indipendentemente dal sesso dell'invasore.

Bisogna quindi concludere che soltanto in periodi determinati, senza dubbio connessi colla vita sessuale del crostaceo, si rende possibile l'alloggio in comune. Sebbene non abbia ancora potuto assistere all'accoppiamento ed alla inaugurazione della dimora coniugale, non mi sono sfuggiti tuttavia i preliminari dell'atto e questi mi fanno ritenere che la inibizione da parte di stimoli tattili oppure odoriferi, relativi all'istinto sessuale, dei caratteristici movimenti di ripulsa si produca nelle ore notturne.

Durante la notte infatti l'acquario è percorso in tutti i sensi da indi-

vidui che si spostano con grande velocità, isolati od a gruppi. Nei gruppi si notano femmine inseguite da uno o da parecchi maschi che sembrano disputarsene la conquista. Osservando attentamente i loro movimenti ho veduto un maschio palpare dapprima l'orifizio posteriore di una cannuccia abitata da una femmina ; poi arrampicarsi e correre lungo la parete superiore sino a raggiungere il dorso della femmina stessa che sporgeva dal tubo con un terzo circa del suo corpo. Il maschio allora ha cominciato ad accarezzare la parte dorsale del capo e dei primi segmenti toracici della compagna col moto ritmico ed energico delle seconde antenne, che, volta a volta, venivano divaricate e incurvate all'infuori ; quindi riportate in posizione parallela.

Ecco scoperta la funzione di quelle spazzole folte di setole, che, in occasione dei cenni morfologici, ho segnalato poc'anzi nel maschio !

Sotto l'eccitamento delle spazzole maschili la femmina sporgeva sempre più dalla cannuccia ed accennava ad uscire; e ritengo probabile che la copula avvenga non appena l'involucro viene abbandonato.

Pongo termine a questo capitolo con una considerazione d'indole storica se non vogliamo dire filogenetica. E' interessante notare come la *Zenobiana* ci offra, nella serie animale, il primo esempio di una coabitazione coniugale, limitata, molto probabilmente, ad un breve periodo di tempo. La natura dell'abitazione deve avere esercitato una parte preponderante nella formazione della coppia, e ciò rileva tanto dalla etologia della *Zenobiana*, quanto da quella dei *Gelasimus* (decapodi brachiuri) in cui il maschio protegge, colla sua chela ipertrofica, l'ingresso della tana coniugale.

9. - Riassunto dei fatti principali.

Riassumerò in poche righe le cose più notevoli esposte nel corso di questo lavoro :

Studiando fuori della cannuccia l'Idoteide tubicolo *Zenobiana prismatica* (Risso) è facile rilevare come nella sua etologia abbiano grandissima importanza certe reazioni tigmopatiche, analoghe a quelle che si verificano negli Idoteidi delle foglie. Inoltre movimenti retrogradi per stimoli dorsali anteriori e di avanzata per stimoli posteriori si manifestano tanto nella *Zenobiana* alloggiata in un ramoscello scavato a doccia (mezzo tubetto), quanto nello *Stenosoma appendiculatum* (Risso), aderente alle foglie di *Posidonia*.

La protezione del tubetto integro, a cui l'animale saldamente aderisce, grazie sopratutto ai periopodi dal 4° paio, all'uopo modificati, è connessa a particolari modificazioni etologiche :

1° Compariscono movimenti dovuti a sensibilità differenziale per la luce e comuni ad animali tubicoli d'altri gruppi.

2° Al riflesso dianzi accennato si sovrappone una reazione di segno contrario, della quale si dimostra, coll'esperimento, il carattere difensivo.

3° Questa reazione può a sua volta, venire inibita da cause inerenti alla vita sessuale (vita di cui è suggestivo episodio la stimolazione della femmina da parte delle spazzole antennali del maschio), cosicchè si rende possibile la coabitazione, addome con addome, di due individui di sesso diverso entro al medesimo tubetto.

I due modi di penetrazione del crostaceo nel tubo sono fra di loro coordinati ; in qualsiasi cannuccia la *Zenobiana* penetra sempre col capo (atto corrispondente alla condizione naturale più comune) ; se l'estremità opposta è turata, esce per rientrare coll'addome ; questo rivolgimento vien praticato non soltanto di fronte all'ostacolo specifico del tubo impervio, ma spesso anche per reagire ad una posizione incomoda.

Cosi ad alcuni elementi etologici fondamentali, inerenti al gruppo zoologico ed all'ambiente generale, altri si sovrappongono o si sostituiscono, connessi alla particolare natura dell'abitazione ed allo stato fisiologico dell'animale.

Quarto dei Mille, il 1° Agosto 1912.

BIBLIOGRAFIA

1826. A. Risso. Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale. Tome 5. Paris.

Senza data. J. J. Fabre. Souvenirs entomologiques. 7e série. (*La simulation de la mort*), pag. 14-27. Paris.

1894-1895. A. Dollfus. Les *Idoteidæ* des côtes de France : (*Feuille jeun. Nat.*, *n.* 289, pag. 1-5, n. 290, pag. 17-18 ; n. 291, pag. 38-40 : n. 292, pag. 41-56. Paris).

1899. C. Chilton. On New-Zealand *Idoteidæ :* (*Trans. N. Zeal. Inst.*, vol. 22.)

1901-1902. G. Bohn. Contribution à la psychologie des Annélides : (*Bull. Inst. gén. Psychol.*, 2e année, p. 317-326.)

1904. Marine Biological Association. Plymouth marine Invertebrate Fauna : (*Journ. mar. Biol. Assoc. Unit. Kingd.*, vol. 7. n. 2.)

1906 H. S. Jennings. Modiafibility in behavior. Factors determining direction and character of movement in the earthworm. (*Journ. Exp. Zool.*, vol. 3, n. 3, pag. 435-455).

1906 J. Loeb. The dynamics of the living matter. New-York.

1909 G. Bohn. La naissance de l'intelligence. Paris.

1910. G. Brunelli. Osservazioni ed esperienze sulla simbiosi dei Paguridi e delle Attinie (*Atti Accad. Lincei, Rendiconti* (5), vol. 19, p. 77-82).

1911 G. Bohn. La nouvelle psychologie animale. Paris.

1912 O. Polimanti. Studi di fisiologia etologica. III. Lo stato di immobilità temporanea nei crostacei brachiuri : (*Zeitschr. Allgem. Physiol.*, vol. 13, n. 3, pag. 201-226).

1912. H. Richardson. Description of a new species of Isopods of the genus *Cleantis* from Japan : (*Proc. U. S. Nat. Mus. vol.* 42, *p.* 27-29.)

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 51, p. 501 à 519.
5 Février 1913

CLUNIO ADRIATICUS SCHINER, VAR. BALEARICUS NOV.

(Diptères.)

PAR

LE DOCTEUR M. BEZZI

En 1855, pendant que le célèbre entomologiste irlandais A.-H. HALIDAY faisait connaître pour la première fois le remarquable Diptère marin qu'il nommait *Clunio marinus*, le génial naturaliste autrichien G. FRAUENFELD publiait les faits suivants, qu'il venait d'observer dans son voyage en Dalmatie. Il dit (**1855**, p. 14) : « Schon in Triest, wo ich unfreiwillig mehrere Tage verweilen musste, die ich meist am Meeresstrande zubrachte, hatte ich die sonderbare Ueberraschung, beim Ablösen ganzer Gruppen unter dem Wasserspiegel an Steinen sitzender *Mytilus minimus* POLI kleine hellgelbliche *Tipularien* rasch entfliehen zu sehen. Es machte ziemlich viele Mühe, dieselben zu haschen, und ich musste, wenn ich kleine Partien dieser Muschel mit dem Messer losgetrennt hatte, beim Herausheben aus dem Wasser schnell das bereit gehaltene Glasröhrchen über die Thierchen stülpen, dass sie nicht entwischten. Die Grundlage der oft ziemlich ausgebreiteten Gruppen jener kleinen Miesmuschel bildet bis zu ein paar Linien Dicke ein filzig durchzogener Schlammpolster, in dem eine reichliche Menge von Borstenwürmern haust. Bis zur Tiefe einer Spanne unter dem Wasser, so weit ich nämlich darnach suchte, findet sich mitten darinnem dieses Thierchen ganz munter und beweglich. Obwohl ich bemüht war, nach deren allfälligen Larven zu suchen, so blieb mein Forschen darnach doch fruchtlos, ob wegen Nichtvorhandensein, oder zu geringer Genauigkeit für diesen minutiösen Gegenstand, weiss ich nicht zu sagen. »

Nous avons ici un nouvel exemple des singulières coïncidences qui accompagnent souvent la découverte d'insectes de haute importance,

et dont les Diptères nous offrent des exemples bien notables. Il suffira de rappeler ici la découverte des Blépharocérides faite presque simultanément en 1842-44 par WESTWOOD, MACQUART et LOEW, et celle encore plus frappante de leurs larves, faite environ 40 ans après, en même temps, par FRITZ MÜLLER au Brésil, par DEWITZ et par WIERZEJSKI en Europe et par C.-V. RILEY dans l'Amérique du Nord ! Et encore le singulier genre *Orphnephila* décrit presque simultanément, et auss sous trois noms différents, par HALIDAY, RUTHE et MACQUART !

Mais revenant à notre insecte, nous trouvons qu'en 1856 le célèbre SCHINER, se chargeant de nommer et décrire les Diptères observés par son savant compatriote, plaçait ces petits moucherons marins dubitativement dans le genre *Clunio* (qu'il écrivait alors *Cluneo*, comme ce l'est aussi dans le Nomenclator de SCUDDER), leur donnant le nom de *Cl. adriaticus* (**1856**, p. 217). Vraiment, il ne connaissait pas encore la description de HALIDAY, mais il avait reçu une notice manuscrite sur ce genre, accompagnée d'un dessin, de la part de LŒW, alors son ami. Et comme SCHINER se proposait d'entreprendre la même année, un voyage à Trieste, il espérait faire (**1856**, p. 216) : « eine genauere Untersuchung in lebenden Thieren, die ich bei meiner beabsichtigen diessjährigen Reise nach Triest anzustellen vielleicht in der Lage sein werde. » En effet, l'année suivante (**1857**, p. 14), il nous donne une relation de ses efforts à Trieste pour retrouver l'intéressant Diptère ; mais « vergebens sass ich oft stundenlang an allen nur möglichen Stellen, wo ein Felsstück aus dem Meere hervorragte, an dem sich die brandenden Wogen zerschlugen, vergebens löste ich eine Masse von Muschelcolonien, die an den Wänden, unter dem Wasserspiegel festgewachsen waren, los — es glückte mir nicht, auch nur einen Flügel der genannten Arten zu entdecken. » Néanmoins, il insère dans ce mémoire des observations importantes à propos de notre Diptère. Il a reçu de M. HALIDAY la description et des notices ; il peut faire une comparaison avec *Cl. marinus*, et donner les différences entre les deux espèces, dont on connaissait seulement les mâles.

Nous pouvons dire qu'en 1857 s'achève tout ce que nous savons à propos de *Clunio adriaticus*, dont l'histoire dure ainsi trois années à peine : personne n'a pu depuis observer ce Diptère ! En effet SCHINER en donne encore une brève description dans sa *Fauna austriaca* (**1864**, p. 593), et le nomme dans son catalogue des Diptères européens de la même année (**1864**, p. 15) ; puis personne ne le nomme plus jusqu'à WALKER (**1874**, p. 22), à KERTÉSZ dans ses catalogues et à M. le Prof.

KIEFFER, qui ne peut qu'en donner le nom dans sa Monographie des Chironomides (**1906** *a*, p. 5). FUNK et GRAEFFE ne l'ont pas pu retrouver à Trieste, bien qu'ils aient trouvé fréquemment son compagnon, c'est-à-dire la *Thalassomyia Frauenfeldi* (**1895**, p. 233) que FRAUENFELD avait découvert associé avec *Cl. adriaticus*. M. le Prof. STROBL aussi, qui a beaucoup récolté sur le littoral autrichien et en Dalmatie, n'a guère été plus fortuné, bien qu'il ait ramassé beaucoup de Diptères marins comme *Aphrosylus*, *Canace*, etc., et bien qu'il ait trouvé aussi *Thalassomyia Frauenfeldi*.

Combien différente et bien plus complète est, au contraire, l'histoire de l'espèce type du genre, le *Clunio marinus !* HALIDAY l'avait observé à Belfast (Irlande), en 1845 ; puis le retrouva en 1854 à Valentia ; enfin, la découverte qu'il en fit en 1855 près de Dublin, le détermina à en publier la description (**1855**, p. 62). Puis il le retrouva (**1856**, p. 73) en d'autres lieux d'Irlande et même d'Angleterre où, paraît-il, WESTWOOD l'a observé à Plymouth. WALKER dans ses Diptera britannica (**1856**, p. 241, pl. XXV, f. 5), ne fait que reproduire la description de HALIDAY, et WESTWOOD aussi dans la planche ne fait qu'en reproduire les figures. En 1872, DALE le retrouve à Hastings ; VAN DER WULP (**1877**, p. 307) et THEOBALD (**1892**, p. 195, fig. 40), ne font que reproduire dans leurs manuels, les descriptions ou les figures d'HALIDAY.

Ce fut seulement le 28 avril 1894, à l'occasion d'une excursion scientifique du « Dublin Naturalist's Field Club » à la Baie de Killiney près de Dublin, que notre Diptère fut observé par MM. DE V. KANE et CARPENTER. Ils virent les mâles « moving very quickly over the surface of the water in the rock-pools » ; et ils eurent aussi la chance de voir que deux de ces mâles « were carrying about with them (attached *in cop.*) *wingless females* ». Ainsi, M. CARPENTER (**1894**, p. 129) put donner la figure et la description de cette singulière femelle aptère, presque vermiforme, qui a seulement 7 articles aux antennes et n'a pas de balanciers. Il figure aussi la larve, qui répond d'ailleurs parfaitement au type des larves des Tendipedides, et qui vit sur les touffes d'algues vertes du genre *Cladophora*. Il observa encore que les œufs sont déposés dans des tubes gélatineux, semblables à ceux de beaucoup d'autres Tendipedides.

Ainsi le sort décida que la découverte d'HALIDAY fut complétée dans les mêmes parages où cet auteur l'avait primitivement faite. Et le fait est encore plus curieux, car cette même année 1894 (voici une autre coïncidence !) M. CHEVREL trouvait (**1894**, p. 583) cet insecte sur les

côtes de la France septentrionale et en faisait connaître aussi l'histoire, en le décrivant comme une nouvelle espèce, *Clunio syzygialis*, qui fut plus tard reconnue comme identique avec *Cl. marinus* d'Irlande et d'Angleterre.

Enfin KIEFFER (**1898**, p. 107) donne une complète et exacte description de *Cl. marinus*, en figurant l'armure génitale ; le prof. GIARD (**1898**, p. 299) s'occupe de l'anatomie de l'appareil trachéen ; M. H. GADEAU DE KERVILLE dans ses intéressantes recherches sur la faune maritime de la Normandie (**1898**, p. 366 et **1901**, p. 194) ajoute des notes à sa connaissance ; M. JOHANNSEN (**1905**, p. 120, pl. 36) reproduit les descriptions et figures anciennes. A ce propos, il est intéressant d'observer la lente métamorphose que subissent les figures en passant d'un auteur à l'autre : la figure originale d'HALIDAY, en passant à travers les reproductions de WESTWOOD et de THEOBALD, arrive à celle de JOHANNSEN, où elle est parfaitement méconnaissable !

Nous voyons ainsi que *Clunio marinus* est localisé sur les côtes méridionales d'Irlande et d'Angleterre et sur celles septentrionales de France ; il est partout très rare, ou du moins difficile à trouver, car les listes locales ne le nomment jamais, et nous le trouvons cité seulement dans les deux catalogues de Diptères d'Angleterre, de M. VERRALL (**1888**, p. 10 et **1901**, p. 12) et dans celui de M. WINGATE (**1906** p. 47) qui a trouvé le mâle commun à Beadnell dans le Northumberland.

En 1900, le Prof. KIEFFER mentionne que sur les côtes de France vit une deuxième espèce, qu'il nomme *Clunio bicolor*, en la distinguant de *marinus*, surtout par la différente coloration des antennes et du thorax, et par une faible différence dans la nervation alaire. M. GADEAU DE KERVILLE (**1900** et **1901**) et M. CHEVREL dans son travail sur *Scopelodromus* (**1903**, *passim*) donnent des détails sur les habitudes et sur l'histoire de cette espèce. M. IMMS enfin, en août 1902, la découvre à Port-Erin en Angleterre, et publie en **1903** une note, où il décrit aussi la femelle qui est bien semblable à celle de *Cl. marinus*. Le Prof. KIEFFER, dans sa Monographie, donne une figure de son *Cl. bicolor* (**1906**, pl. 4, fig. 1).

Je viens ainsi d'ébaucher l'histoire complète de nos connaissances, sur cet important genre de Tendipedides marins. On voit, combien on observe rarement ces Diptères, qui pourtant, paraissent n'être pas rares sur les bords de la mer ; leur observation seulement, paraît être difficile.

C'est donc, avec le plus grand plaisir, que j'ai reçu, il y a quelques temps, de la part de M. le docteur E.-G. Racovitza, un tube avec de

nombreux échantillons d'un *Clunio* qu'il avait récolté près de Majorque, à l'occasion d'une excursion faite en 1904, aux îles Baléares avec le vapeur du laboratoire Arago. Je remercie ici bien vivement le docteur Racovitza d'avoir mis à ma disposition pour l'étude, ces intéressants matériaux, me félicitant avec lui d'avoir retrouvé après 58 années de complet oubli, une forme affine à l'espèce que FRAUENFELD découvrit, près de Trieste. Malheureusement, ce matériel ne comprend aussi que des mâles, capturés au vol, sans qu'aucun portât dans ses pinces, des femelles.

Je les rapporte, au moins provisoirement, à l'espèce de SCHINER, dont ils diffèrent néanmoins sur plusieurs points et surtout, dans la taille qui est du double plus grande. Les habitudes aussi paraissent être différentes, selon les observations du docteur Racovitza, que je reporterai plus loin.

J'en ferai donc une nouvelle variété, dont je vais donner ici la description, me réservant d'examiner plus loin les différences avec les autres formes connues du genre. La découverte que le Prof. STROBL a faite à Algesiras de la *Thalassomyia Frauenfeldi*, laissait déjà soupçonner la présence du *Clunio*, dans cette partie de la Méditerranée, car les deux Diptères ont été trouvés toujours de compagnie. Or, il faut faire remarquer que STROBL lui-même (*Wien. ent. Zeit.*, 1900, XIX, p. 173) a trouvé que ses exemplaires espagnols diffèrent sensiblement de ceux de Trieste et de Dalmatie, au point d'en faire aussi une nouvelle variété, qu'il a nommée var. *luteipes*.

CLUNIO ADRIATICUS Schiner, var. BALEARICUS nov. var., ♂. FIG. 1.

Differt a typo statura fere duplo majori, macula nigricante verticali omnino nulla, vitta longitudinali intermedia thoracis subtilissima et lineari, genitalibus denique brevioribus.

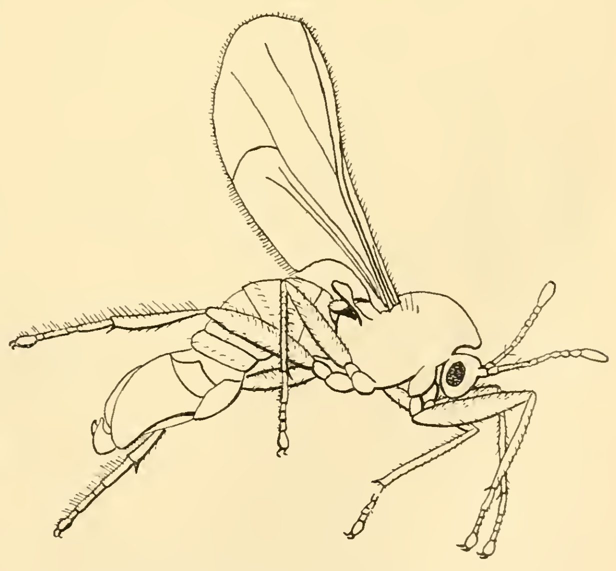


FIG. I. *Clunio adriaticus* Schin., var. *balearicus* nov. var. ♂ × 27

A bicolore KIEFFER, *cui quoque valde affinis et similis, differt antennis totis albidis concoloribus et corpore magis pallido aliterque picto.*

Long. corp. mm. 2 ; *alarum mm.* 1,50 ; *forcipis mm.* 0,75.

Ad Balearium insulam Majorca, *in mari aperto prope sinum* Pollensa *vocatum, exemplaria permulta mascula, ineunte mense Augusto prima nocte per aerem volantia, legit cl.* doct. RACOVITZA (1).

Entièrement d'un jaune très pâle, presque blanchâtre sur l'abdomen ; thorax et écusson d'un jaune un peu plus foncé, comme l'armure génitale, dont les deux pièces terminales sont encore plus obscures. Les yeux sont fort éclatants par leur couleur noire intense. Dessin du thorax peu tranchant, mais bien distinct ; il y a une mince ligne médiane dorsale, d'un ferrugineux plus foncé, et deux bandes plus larges, mais moins foncées et peu distinctes sur les côtés, une de chaque côté, abréviées en avant. Écusson sans ligne transversale brune. Les antennes et les pattes sont blanchâtres, les genoux et les articulations des tarses à peine plus foncés ; éperons des tibias noirâtres. Balanciers blanchâtres comme les pattes. Les ailes sont d'un blanc de lait, avec les veines à peine distinctes.



FIG. 2. *Clunio balearicus* nov. var. Tête vue par l'avant × 85.

Tête à peine plus étroite que le thorax, arrondie, très peu prolongée en dessous ; bouche paraissant fermée, avec des très courts palpes uniarticulés, ovales et poilus et une protubérance médiane bilobée (fig. 2). Front très large, convexe, arrondie en dehors, plus large que deux fois le diamètre transversal de l'œil, nue, sauf une petite soie de chaque côté, près des yeux (fig. 3). Point d'ocelles ni de tache ocellaire. Yeux très écartés, également éloignés entre eux en dessus et en dessous (dans la fig. 2, ils paraissent par erreur trop rapprochés sous les antennes), leur distance égalant environ deux

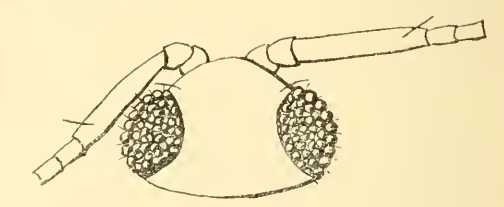


FIG. 3. *Clunio balearicus* nov. var. Tête vue par en dessus. × 85.

(1) Les exemplaires typiques de cette nouvelle forme ont été déposés au Muséum de Paris; des cotypes se trouvent aussi dans les collections du Laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer (Pyr.-Or.), dans celles du Musée de Turin et dans la collection de l'auteur.

fois leur diamètre transversal. Ils sont d'un noir très foncé, formés d'un petit nombre de facettes bombées, arrondies, avec des courts poils entre elles. Sous les yeux, sur la partie postérieure du péristome, on remarque de chaque côté, une petite tache noire arrondie.

Antennes (fig. 4) composées de 2 + 9 articles, rapprochées à la base, puis dirigées en dehors. Les deux articles de la base sont nus, gros, arrondis, de grandeur égale. Le troisième est cylindrique, très pâle sur les deux premiers tiers ; il est aussi long que les cinq articles suivants pris ensemble ; il porte dans le dernier tiers, deux soies noires assez longues, une au-dessus et une au-dessous, qui tombent assez facilement. Les sept articles suivants sont à peu près d'égale longueur, les quatre premiers plutôt carrés, les trois derniers plus arrondis et un peu plus longs ; ils sont légèrement velus et portent deux petites soies noires près de la base, qui tombent aussi facilement. Le dernier article est un peu plus long que les trois qui précèdent pris ensemble ; il est très légèrement velu, avec une soie basale et une apicale plus longues ; sa forme est faiblement arquée en dessous, amincie à l'extrémité. Les articles des antennes sont entre eux comme 3 : 3 : 13 : 2 ½ : 2 ½ : 2 ½ : 2 ½ : 3 : 3 : 3 : 11.

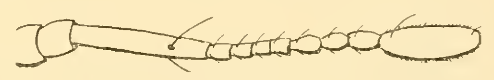


Fig. 4. *Clunio balearicus* nov. var. Antenne. × 85.

On observe, par exception, des exemplaires qui ont le funicule composé seulement de huit articles, c'est-à-dire qui ont seulement six petits articles au lieu de sept, et dont les antennes sont par conséquent seulement 2 + 8 articulées. Ces exemplaires anormaux font passage à la femelle, qui a probablement les antennes 2 + 5 articulées, c'est-à-dire avec trois petits articles seuls parmi les deux allongés du funicule.

Thorax de forme ovale, convexe, arrondi, prolongé en capuchon au dessus de la tête, avec quelques soies pâles sur les côtés en avant la racine des ailes. Poitrine bombée.

Ecusson entièrement jaune, sans bande longitudinale médiane, court et large, arrondi, marginé, avec quelques poils le long de la marge postérieure.

Balanciers très développés, à massue allongée.

Pattes assez longues. Hanches grandes, les antérieures beaucoup éloignées des quatre postérieures, qui sont rapprochées entre elles.

Pattes de la première paire (fig. 5, A) avec les hanches simples et les trochanters arrondis, dépourvus de dent proéminente. Cuisses assez ren-

flées, un peu échancrées à la base, avec plusieurs rangées de soies au-dessus et quelques poils au-dessous. Tibias longs comme une fois et demie la cuisse, avec deux rangées de soies et quelques poils et munies d'un éperon terminal bien développé. Tarses égalant en longueur la moitié du tibia, avec le premier article presque aussi long que les trois suivants ensemble et le dernier article arrondi. Les articles sont entre eux comme 3 : 0,75 : 0,75 : 0,75 : 1.

Pattes de la deuxième paire (fig. 5, B) très semblables aux antérieures, mais plus velues et avec les cuisses plus longues et moins renflées. Les articles du tarse sont entre eux comme 2,50 : 0,75 : 0,75 : 0,75 : 1.

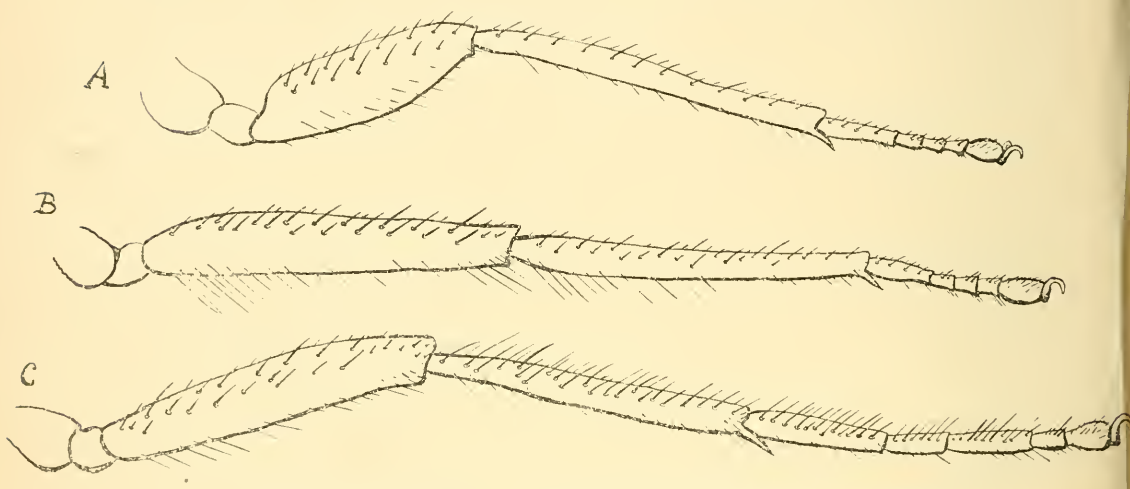


Fig. 5. *Clunio balearicus* nov. var. Pattes. × 85. A Première paire. B Deuxième paire. C Troisième paire.

Pattes postérieures (fig. 5, C) avec les tibias et les tarses ciliés en dessus de deux rangées de longues soies. Tibias aussi longs que les cuisses. Tarses presque aussi longs que le tibia, avec le premier article très long et le troisième plus long que le deuxième, surpassant en longueur les deux derniers, pris ensemble. Les articles sont entre eux comme 4,50 : 2 : 3 : 0,75 : 1.

Tous les ongles sont courts et robustes, simples, très courbés ; pelote unique, courte.

Ailes (fig. 6) à surface glabre. La marge antérieure est ciliée jusqu'à la fin du R^1, puis serrulée, mais plus brièvement ciliée jusqu'à la fin du R^{2+5} ; la marge postérieure est longuement ciliée à partir de l'angle axillaire jusqu'à la fin de Cu^2 et ensuite très brièvement jusqu'à la fin du R^{2+5}. L'incision axillaire est arquée, parfaitement dépourvue

de poils. La côte se présente épaissie et jaune jusqu'à sa fusion avec $R^{2}+^{5}$; puis, elle devient très mince, mais elle poursuit tout de même

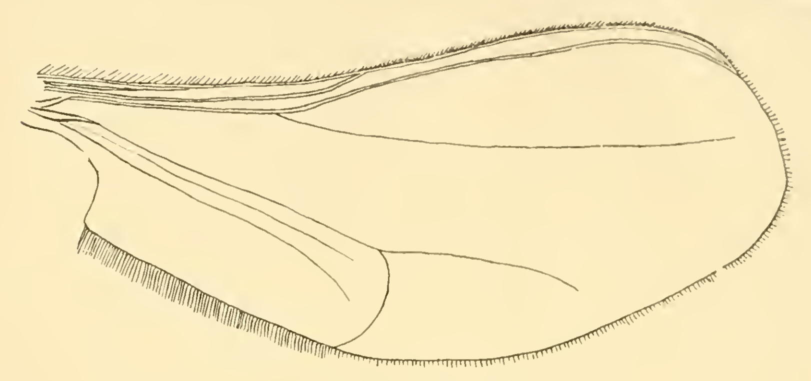


Fig. 6. *Clunio balearicus* nov. var. Aile × 85.

le contour de l'aile. La Sc. est peu développée et libre à l'extrémité. Le R^1 est épais et jaune, et aboutit à la marge antérieure avant le milieu de l'aile. Le R^2+^5 est épais et jaunâtre, parallèle avec la côte et aboutissant avant l'apex de l'aile. La M est très mince. peu distincte, naissante un peu en avant la fin du R^1 ; elle est droite dans son parcours, aboutit à l'apex de l'aile, mais s'évanouit avant de le rejoindre. Le Cu est aussi très subtil et peu distinct, bien qu'épaissi à sa base ; il se bifurque contre la fin du R^1 à angle presque droit ; le rameau supérieur ou Cu^1, est faiblement arqué et s'évanouit avant de rejoindre la marge postérieure ; le rameau inférieur ou Cu^2 part à angle droit, et puis se courbe en arrière, aboutissant à la marge postérieure. Après le Cu on observe deux faibles nervures, très peu distinctes, qui sont parallèles au Cu et entre elles et qui s'évanouissent avant le Cu^2.

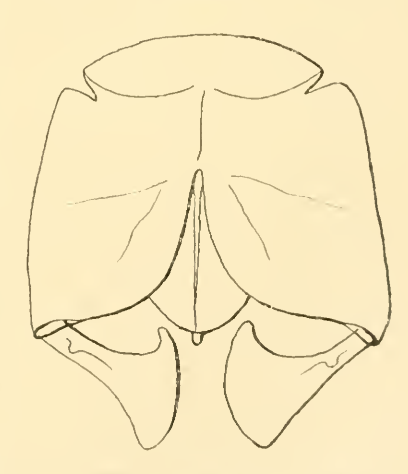


Fig. 7. *Clunio balearicus* nov. var. Armure génitale ♂ vue d'au-dessus. × 85.

Il n'y a pas d'alula, mais le lobe axillaire est bien développé, terminant à angle droit.

Abdomen aussi long que le thorax, composé de cinq segments, qui sont bordés en avant de la marge postérieure d'une rangée de petites

soies, assez distantes entre elles. Armure génitale aussi longue que l'abdomen, dont elle a aussi la même largeur. Elle est formée de deux lamelles latérales, plissées sur le long, échancrées à l'extrémité, où portent un appendice spécial, de forme subtriangulaire (fig. 7), presque séculiforme, recourbé en crochet à la marge interne supérieure. Entre ces deux lamelles latérales, il y en a une autre médiane (fig. 8), arrondie en dehors, en forme de langue, en grande partie cachée en dessus, libre au-dessous, où l'on peut voir qu'elle est dilatée et arrondie à la base. A l'extrémité de cette lamelle médiane on observe dans le milieu, une petite proéminence cylindrique, qui paraît être la pointe du pénis.

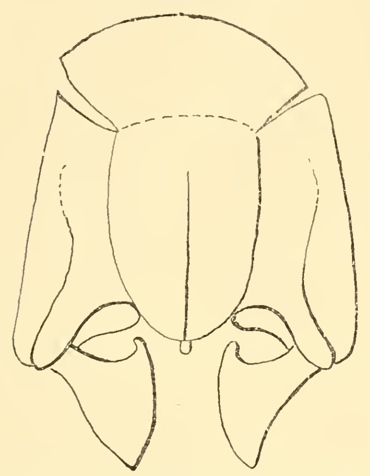


Fig. 8. *Clunio balearicus* nov. var. Armure génitale ♂ vue d'en-dessous. × 85.

Vue de côté (fig. 9), cette singulière et gigantesque armure génitale, présente les deux lamelles latérales doucement arrondies en dessus et laisse voir la base de la lamelle médiane ; mais les choses plus étranges sont encore les deux appendices terminaux, faites à crochet en haut.

Maintenant, si nous comparons cette description avec celle des espèces connues, nous trouvons quelques faits intéressants.

En premier lieu, nous pouvons constater que cette forme est très différente de l'espèce typique du genre, à savoir *Cl. marinus*. Je n'en possède pas d'exemplaires de comparaison ; mais, outre les bonnes descriptions de Haliday et de Kieffer, j'ai la bonne fortune de posséder dans ma bibliothèque, une pièce unique, qui m'a été fort utile dans cette étude. J'ai pu acheter, il y a quelques années, chez le libraire Dames, de Berlin, la livraison N° VI, Avril 1855, de la « Natural History Review » que Haliday avait envoyée à Loew avec cette dédicace : « zum Herrn

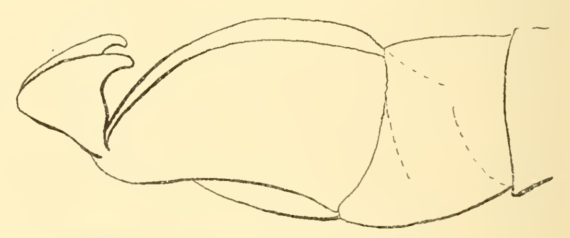


Fig. 9. *Clunio balearicus* nov. var. Armure génitale ♂ vue de côté. × 85.

Dr. Loew. Director in Meseritz. A. H. Haliday ». Dans ce fascicule se trouve la planche noire ordinaire ; mais en outre, il y en a une deuxième, qui a été *diligemment coloriée à la main par* HALIDAY, et qui porte au dos une autre dédicace : « zum Herrn Dr. Loew, Director in Meseritz A. H. H. » D'après cette figure, chez *Cl. marinus*, le thorax, l'écusson et l'armure génitale sont d'un ferrugineux brunâtre très foncé ; sur le dos du thorax. on observe un dessin formé d'une mince ligne médiane complète et de deux bandes latérales plus larges, interrompues en avant, toutes de couleur noirâtre ; l'abdomen est presque noir avec des reflets blanchâtres ; les pattes ont les genoux ornés d'une tache noire.

Notre *balearicus*, au contraire, est tout entier d'un jaune très clair, presque blanchâtre sur l'abdomen, et ne présente point de tache noire sur les genoux.

En outre, les figures de détail données par HALIDAY, montrent d'autres particularités bien plus intéressantes. La figure 4 C montre les yeux beaucoup rapprochés entre eux au-dessous des antennes ; la figure 4 S' montre les hanches de la première paire profondément échancrées à la base et le trochanter muni d'une forte dent. Ces deux derniers caractères sont fort importants, et ils paraissent distinguer nettement le *marinus* des autres espèces; car, chez les autres, on ne les rencontre pas, ou du moins, on ne les trouve pas mentionnés dans les descriptions. La fig. 4 D''' montre le troisième article des tarses postérieurs, replié d'une façon particulière, comme étranglé au milieu, chose qu'on observe ainsi dans la reproduction faite par WESTWOOD, mais dont HALIDAY ne parle pas dans sa description. Si nous n'avons pas affaire ici avec une erreur de dessin, la chose est toute spéciale à l'espèce *marinus*, car, ni chez *bicolor*, ni chez *balearicus* on n'observe rien de semblable. La fourche du Cu est enfin dessinée en angle aigu par HALIDAY, mais le Prof. KIEFFER (1898, p. 107, note 2), a déjà corrigé cette erreur.

SCHINER a comparé en 1857 son *adriaticus*, avec la description de *marinus* de HALIDAY, et il a trouvé ces différences principales : 1° la grandeur est de moitié plus petite chez *adriaticus* ; 2° les yeux sont largement séparés entre eux, même au-dessous des antennes ; 3° le dos du thorax présente trois bandes longitudinales bien distinctes ; 4° les tibias antérieurs ne sont pas noircis à l'extrémité. Pour les charactères des antennes et des tarses, il ne donne pas de différences ; il admet donc implicitement qu'ils sont les mêmes.

Or, mes exemplaires de *balearicus* présentent en grande partie ces

charactères de *adriaticus*, et, à cause de cela, j'ai jugé opportun de les réunir provisoirement à cette espèce peu connue, en en faisant une variété. Surtout la coloration « lichtgelb » (FRAUENFELD l'avait déjà nommée « hellgelblich ») corresponde très bien à celle des exemplaires des Baléares, contrairement à la coloration du *marinus*, que HALIDAY appelle « dusky ferruginous » et KIEFFER « brunâtre ». HALIDAY dit que l'abdomen de son espèce est « dusky », et SCHINER appelle celui de son espèce « hellgrau ».

Mais, en comparant *balearicus* avec la description détaillée que SCHINER a donnée en 1856, de *Cl. adriaticus*, on trouve des différences bien sensibles. En premier lieu, les dimensions correspondent à celles de *marinus*, c'est-à-dire sont le double de celles d'*adriaticus*. Puis, on n'observe point de trace de la tache arrondie noirâtre qui se trouve sur le vertex ; SCHINER soupçonne qu'elle pouvait porter des ocelles, qui manquent complètement à mes exemplaires, et que SCHINER même, confesse du reste n'avoir pas pu apercevoir. En outre, SCHINER dit n'avoir pas pu voir des palpes, qui, au contraire, chez notre espèce, sont bien distinctes, à un grossissement de 85, comme chez *marinus*. La bande longitudinale médiane du thorax n'est pas amincie postérieurement, mais elle est une mince ligne d'épaisseur égale sur toute sa longueur. L'armure génitale chez *adriaticus* égale en longueur la moitié du corps, tandis que chez *balearicus*, elle mesure à peine un peu plus que le tiers de cette longueur. SCHINER dit que les tibias égalent en longueur les cuisses ; chez notre espèce, ceux de la première paire sont plus longs du double. Enfin, il dit que M part du milieu de R^{2+5}, tandis que chez nos exemplaires, elle part en avant de la moitié ; HALIDAY dit, que dans son espèce, elle part exactement contre la terminaison de R^1. Je suis tout de même persuadé que beaucoup de ces différences sont seulement apparentes et dérivent de l'inexactitude de la description de SCHINER, imputable aux matériaux très restreints dont il disposait.

Notre *balearicus* a beaucoup de ressemblance avec *bicolor* KIEFFER, dont je possède 5 ♂ et 2 ♀ de Saint-Briac (Ille-et-Vilaine), grâce à l'obligeance de M. CHEVREL. Mais *bicolor* est aussi de coloration plus foncée ; le dessin du thorax et du scutellum est différent ; en outre, chez notre espèce, l'abdomen est blanchâtre et les antennes sont entièrement pâles, presque transparentes. Au contraire, il y a une grande ressemblance dans les dimensions et dans la longueur relative de l'armure génitale. Je ne trouve pas de différence dans la nervation des ailes, qui me paraît

identique dans les trois formes : *marinus*, *bicolor* et *balearicus* ; les deux faibles nervures parallèles après le Cu, sont toujours distinctes, et se trouvent aussi chez beaucoup d'autres Tendipedides. Une différence plus appréciable me paraît donnée par le fait que dans la figure de KIEFFER (1906, pl. 4, fig. 1). la M et le rameau supérieur du Cu rejoignent la marge alaire, tandis que, chez *balearicus*, ils s'évanouissent avant de la rejoindre. Il me paraît que dans cette figure, les veines Sc, R^1 et R^{2+5} sont représentées trop détachées de la marge antérieure de l'aile ; par conséquent, la M a naissance presque au milieu de l'aile, fait qui ne se vérifie pas dans les exemplaires que je possède.

Comme conclusion de tout ce qui précède, je crois pouvoir dresser le petit tableau suivant de distinction des espèces connues.

1 (2). Hanches antérieures échancrées ; trochanters antérieurs avec une dent ; abdomen noirâtre, avec des reflets cendrés.................. *marinus.*

2 (1). Hanches et trochanters antérieurs simples ; abdomen verdâtre ou blanchâtre.

3 (4). Antennes noirâtres au milieu ; écusson avec une bande obscure transversale ; coloration générale plus foncée.............................. *bicolor.*

4 (3). Antennes entièrement blanchâtres ; écusson sans bande transversale ; coloration générale très pâle.

5 (6). Longueur de 2 mm. ; pas de tache verticale noirâtre ; armure génitale égalant en longueur seulement le tiers de la longueur du corps......... *balearicus*

6 (5). Longueur 1 mm. ; une tache noirâtre au vertex ; armure génitale égale à la moitié du corps... *adriaticus*

Il est très probable que les femelles inconnues de *adriaticus* et *balearicus* sont aussi aptères et vermiformes comme celles de *marinus* et *bicolor*. Du moins parle en faveur de cette idée, outre l'analogie, l'énorme armure copulatrice du mâle qui sert, comme l'a observé CARPENTER (1894, p. 130) à : « to hold the body of his mate out in a straight line with his own, and thus carry her about. » Que ces femelles doivent présenter un nombre réduit d'articles aux antennes est démontré par la réduction anormale que nous avons observée dans les articles du flagellum chez le mâle ; les femelles connues, présentent seulement 3 petits articles, c'est-à-dire, ont les antennes 2 + 5 articulées.

Il semble enfin que le *Cl. balearicus* soit différent des autres dans ses habitudes aussi. Les autres se tiennent en effet près des rochers, découverts à marée basse, où les mâles courent à la surface de l'eau en faisant vibrer leurs ailes, ou restent même sous l'eau, souvent dans les colonies des coquilles des genres *Mytilus* et *Patella*. A propos de *balea-*

ricus, au contraire, M. le docteur Racovitza me communique ce qui suit : « Le 3 août 1904, étant avec le vapeur du laboratoire *Le Rolland*, ancré dans la baie de Pollensa, Majorque, à 400 m. du rivage, nous avons été envahis vers les 9 heures du soir, par une nuée de petits Némocères qu'attirait la lumière posée sur notre table. Ces Diptères étaient en nombre colossal. J'ai été frappé du fait que tous étaient des ♂, mais comme je ne me doutais pas qu'il s'agissait d'un *Clunio*, je ne pouvais m'expliquer le fait et j'ai récolté des exemplaires pour les soumettre à un spécialiste. » De ces notices, on peut tirer des observations et des déductions importantes : 1° que les *Clunio adriaticus* et *balearicus* ont, à l'état adulte, des habitudes nocturnes. Ceci est peut-être en relation avec leur coloration si pâle et explique pourquoi on les observe si rarement. Leurs congénères des mers du Nord sont diurnes et de coloration foncée. 2° que les mâles de *Cl. balearicus* se réunissent en essaims volants, comme les males de beaucoup d'autres Tenpedides. Les autres espèces volent près de la surface de l'eau, sur les petites flaques que la mer, en se retirant, laisse sur les rochers ; 3° que ces essaims volants peuvent aller bien loin du rivage, en pleine mer. Ce fait est le plus étrange, car il contraste avec la réduction des ailes, et, par conséquent de la faculté du vol, qui est la règle chez les *Clunioninae*. Tous les autres genres de cette sous-famille ont en effet les ailes atrophiées ou fort réduites et sans nervures dans les deux sexes; *Clunio* est le seul genre qui, tout en ayant aussi la femelle aptère, présente des ailes chez le mâle. Ces ailes sont néanmoins molles, et avec des nervures peu développées, et paraissent ainsi peu aptes à des vols prolongés. Les mâles de *marinus* et *bicolor* volent en effet fort mal, et ne peuvent guère s'élever beaucoup dans l'air.

Or, le colossal essaim de *Cl. balearicus* a été observé par le D[r] Racovitza, se transportant sur la mer à 400 mètres du rivage. Si ces Diptères étaient attirés par la lumière, comme presque tous les insectes nocturnes, on peut croire qu'ils venaient directement du rivage. Mais comme dans les premiers jours d'août, à neuf heures du soir, l'obscurité vient à peine de commencer à s'épaissir, il ne semble pas possible de croire que ces petits moucherons aient parcouru, en peu de temps, 400 mètres de distance. Je crois ainsi que les essaims se trouvaient déjà loin du rivage, lorsque la lumière les attira à bord du *Roland*. Ils se sont peut-être envolés du rivage à la faveur du vent, qui les porta loin sur la mer, où ces insectes doivent périr, à moins que leurs habitudes ne soient pas en effet, fort différentes de celles des autres espèces, fait qui paraît peu

probable. La bouche fermée montre que les adultes ne peuvent pas prendre de nourriture, et leur vie doit être ainsi bien éphémère. Comment se peut-il faire que les mâles volent aussi loin des femelles, qui, étant très probablement aptères, restent attachées au rivage ? et ils ne paraissent pas avoir l'habitude de les enlever dans les airs, à l'aide de l'énorme armure génitale, comme on l'a observé chez *marinus*.

Associé à *Cl. adriaticus* et en même temps, FRAUENFELD trouva l'autre Tendipedide marin, que SCHINER a nommé *Thalassomyia Frauenfeldi* : mais, tandis que du premier, il n'a trouvé que les mâles, du second il n'a trouvé que les femelles. Ce Tendipedide appartient à un autre groupe ; il est muni de bonnes ailes et il vole fort bien. Cela explique peut-être pourquoi il a été trouvé plusieurs fois dans la suite, notamment par STROBL sur le littoral autrichien, en Dalmatie et dans le Sud de l'Espagne ; FUNK et GRÄFFE l'ont retrouvé commune à Trieste, et ils disent (**1895**, p. 212) : « La rimarchevole *Thal. Fr.*, propria ai lidi del mare, si fece vedere persino dall' ottobre al dicembre del freddo anno 1893. Questa piccola mosca s'aggirava colle sue ali vibranti tra i cespiti di *Fucus virsoideus* e d'altre alghe, rimasti all' asciutto durante la bassa marea, lungo i moli e le rive di S. Andrea, mentre al di sotto si cullavano nell' onde gli sciami invernali delle salpe e delle meduse. »

M. CHEVREL a découvert une espèce affine des côtes de la Manche, qu'il appelle *isemerinus*, tout en faisant le type d'un genre nouveau *Scopelodromus* (**1903**, p. 1) ; il l'a observée aussi associé aux *Clunio* et en décrit très bien les mœurs intéressants.

Je crois que cette espèce, qui est le compagnon de *Cl. marinus* et *bicolor* est différente de *Th. Frauenfeldi*, qui est le compagnon de *Cl. adriaticus*. Le fait est démontré, tant par les nombreux caractères mis soigneusement en évidence par CHEVREL (**1904**, p. V), que par les époques diverses d'apparition : tandis que *isemerina* fait son apparition comme image seulement aux équinoxes, *Frauenfeldi* se trouve de préférence près des solstices, en été et en hiver. Mais je suis convaincu qu'elles appartiennent au même genre, et que le mâle encore inconnu de *Frauenfeldi* présentera des antennes de 7 articles non plumeuses comme celles de la femelle.

Le genre *Thalassomyia* doit être limité à ces formes marines ; TOMÖSVARY a eu tort d'y ajouter sa *Th. congregata* du Danube, et aussi JOHANNSEN d'y joindre les trois formes de l'Amérique du Nord ; pour ces espèces il faudra établir une coupe générique nouvelle. CHEVREL même a admis (**1904**, p. II), que *Scopelodromus* est probablement synonyme de *Thalas-*

somyia ; le prof. KIEFFER, la même année, les donne une fois (**1906** p. 327) comme synonymes, et une autre (**1906** *a*, p. 12-13) comme différents. Des deux vrais *Thalassomyia* connues jusqu'à présent, l'une est propre aux côtes françaises et anglaises de la Manche et de la mer du Nord, l'autre à la Méditerranée. RIDLEY (**1884**, p. 10) en reportant la *Thalassomyia Frauenfeldi* de l'île de Wight, a très propablement commis une erreur ; peut-être avait-il à faire avec *isemerina*. M. VERRALL aussi, dans ses deux listes (**1888**, p. 8 et **1901**, p. 11) place cette espèce parmi les douteuses.

M. CHEVREL en 1903 a fait connaître aussi la larve de *Th. isemerina ;* et THEOBALD (**1894**, p. 202) croit pouvoir rapporter à *Th. Frauenfeldi* des larves trouvées sur les côtes d'Angleterre, et qui correspondent au *Campontia eruciformis* de JOHNSTON. Or, comme la présence en Angleterre de *Th. Frauenfeldi* est presque impossible, tandis que celle de *Th. isemerina* est fort probable, ces larves sont vraisemblablement à attribuer à cette dernière ; mais CHEVREL (**1904**, p. VI) dit que ses larves sont différentes de celles figurées par THEOBALD. Je crois néanmoins que les différences énumérées ne sont pas très importantes, étant donné que les tubes anaux sont rétractiles.

Cette fameuse *Campontia* a une histoire bien intéressante et qui vaut la peine d'être rappelée d'après un travail peu connu que mon regretté maître, le prof. P. PAVESI, de l'Université de Pavie, a publié en 1892, et dont j'ai autrefois (**1907**, p. 293) fait mention. JOHNSTON a décrit sa *Campontia eruciformis* (et non *Compontia cruciformis* comme l'écrit THEOBALD) de la baie de Berwick, en Angleterre, la plaçant parmi les vers annelés (**1830**, p. 235 et **1835**, p. 179) ; MILNE-EDWARDS (**1838**, p. 514 et 575) en fit même le type de la nouvelle famille des *Campontiadæ*, toujours parmi les Vers annelés, disant avoir observé l'espèce en France, près de Toulon. Bien des années après, JOHNSTON (**1865**, p. 276) professait encore la même opinion, et s'obstinait à placer le présumé ver dans le voisinage de *Serpula* et de *Sabella*. Mais déjà, MAC-LEAY, peu après la découverte du singulier animal, avait exprimé l'opinion qu'on avait à faire avec une larve d'Insecte et non avec un Ver ; opinion généralement acceptée et consacrée par CARUS en 1861 (*Bibliot. Zoolog.*, I, p. 543) et par HAGEN en 1862 (*Bibliot. entomolog.*, I, p. 402). QUATREFAGES (**1865**, p. 677) exclut définitivement la *Campontia* des Vers annelés, la déclarant une larve de Diptère, et la rapprochant du *Branchiurus quadripes* décrit par VIVIANI (**1805**, p. 13, t. III, fig. 13-14).

Or, il est évident que nous avons affaire ici avec les larves de plusieurs espèces de Tendipedides marins. Le *Branchiurus*, décrit de la Méditerranée, pourrait bien être la larve inconnue de la *Thalassomyia Frauenfeldi*, comme la *Campontia* de la mer du Nord pourrait bien être celle de la *Th. isemerina*. Dans ce cas, le nom de *Branchiurus* 1805 aurait la priorité sur tous les autres. Mais il paraît qu'il y a beaucoup d'autres Tendipedides marins, vivant en compagnie des espèces citées ; CHEVREL (**1903**, p. 2) en mentionne une qui vit avec *Clunio* et *Scopelodromus*, et ALVERDES (**1911**, p. 58) en décrit une autre de la Norvège.

L'intéressante *Psamathiomyia pectinata* que DEBY (**1889**, p. 180, pl. IV) a découvert en abondance à Biarritz, n'a pas été retrouvée depuis ; elle est évidemment très rapprochée de *Clunio*, dont elle présente la même forme de thorax. SKUSE (**1889**, p. 224) la croyait à tort, un Ceratopogonine. KIEFFER la place avec raison (**1906**, p. 316), dans son groupe des Clunionines. Elle est de beaucoup plus dégradée que *Clunio*, car les deux sexes ont les ailes atrophiées et les antennes à 6 articles, c'est-à-dire 1 + 5 articulées, avec seulement 3 petits articles au funicule. Elle est presque deux fois plus grande que *Cl. balearicus*, mesurant 4 - 4,5 mm.; sa couleur est presque noire chez le mâle, grisâtre chez la femelle ; l'armure génitale du mâle est en proportion bien plus faible. La larve vit aussi sur les algues vertes du genre *Enteromorpha ;* elle est très semblable à celle de *Clunio*, et très différente du *Branchiurus* ou du *Campontia*. Les adultes sortent à basse marée, et vivent quelques heures, jusqu'à la marée montante suivante.

D'autres formes encore plus dégradées de ce groupe ont été décrites, comme la singulière *Eretmoptera* de Californie, dont le mâle a les antennes de 6 et la femelle de 4 articles, et plusieurs autres de la Patagonie et des Iles Kerguélen.

AUTEURS CITÉS

1911. ALVERDES (FR.). *Trichocladius marinus* n. sp., eine neue marine Chironomide aus dem norwegischen Skärgaard. (*Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiol.*, vol. VII, p. 58-63, 5 fig.).

1907. BEZZI (M.). Nomenklatorisches über Dipteren. II. 17. *Chaoborus* und die Namen der Dipterenlarven. (*Wien. entom. Zeit.*, vol. XXVI, p. 292-294).

1894. CARPENTER (G.-H.). *Clunio marinus*, Haliday : a marine Chironomid. (*Ent. monthl. Mag.*, vol. XXX, p. 129-130, fig. et p. 164.)

1894. CHEVREL (R.). Sur un diptère marin du genre *Clunio*, Haliday. (*Arch. Zool. expér.*, vol. XXVIII, p. 583-598.)

1903. — *Scopelodromus isemerinus*. Genre nouveau et espèce nouvelle de Diptères marins (*l. c.*, 4e sér., vol. I, p. 1-29, pl. I).

1904 — Comparaison entre *Scopelodromus isemerinus* Chevrel et *Thalassomyia Frauenfeldi* Schiner. (*l. c.*, 4e sér., vol. II, *Not. et Revue*, p. XXIX-XXXV.)

1872. Dale (J.-Ch.). Notice (*Ent. monthl. Mag.*, vol. VIII, p. 214).

1889. Deby (J.). Description of a New Dipterous Insect, *Psamathiomya pectinata*. (*Journ. of the Roy. Microscop. Soc.*, vol. II, p. 180-186, pl. IV).

1855. Frauenfeld (G.). Beitrag zur Insectengeschichte. Aus der dalmatinischen Reise. (*Verh. zool.-bot. Ver.*, vol. V, p. 13-22).

1895. Funk (A.) et Gräffe (E.). Contributo alla Fauna dei Ditteri dei Dintorni di Trieste. (*Atti del Mus. civ. di Stor. nat. di Trieste*, vol. IX, p. 211-233.)

1898. Gadeau de Kerville (H.). Recherches sur les faunes marine et maritime de la Normandie. 2e voyage. Insectes. (*Bull. de la Soc. des Amis des Sci. nat. de Rouen*, vol. 1897, p. 359-371).

1900. — Description, par M. l'abbé J.-J. Kieffer, d'une nouvelle espèce de Diptère marin de la famille des Chironomidés (*Clunio bicolor*), et renseignements sur cette espèce, découverte par M. Henri Gadeau de Kerville dans l'anse de Saint-Martin (côte septentrionale du département de la Manche), et trouvée par M. René Chevrel à Saint-Briac (Ille-et-Vilaine). (*l. c.* séance du 8 nov. 1900).

1901. — Recherches sur les faunes marine et maritime de la Normandie. 3e voyage. Insectes. (*l. c.*, vol. 1900, p. 194-206).

1898. Giard (A.). Sur l'appareil trachéen de *Clunio marinus* Haliday. (*Comptes R. de l'Assoc. franç. des Sci.*, vol. XXVI, 1, p. 299).

1855. Haliday (A.-H.). Description of insects figured, and references to plates illustrating the notes on Kerry Insects. (*Nat. History Review*, vol. II, p. 59-64, pl. II).

1856 — Notice of two Irish Dipterous Insects. (*l. c.*, vol. III, p. 73).

1902. Imms (A.-D.). Notes on larva of *Clunio marinus*. (*The Entomol.*, vol. XXXV, p. 157-158).

1903 — *Clunio bicolor*, Kieff., a marine Chironomid new to the Fauna of Great Britain. (*Trans. Liverpool Biol. Soc.*, vol. XVII, p. 81-86, fig.).

1905. Johannsen (O.-A.). Aquatic nematocerous Diptera II. (*New-York State Museum, Bull.* 86, May Flies and Midges of New-York, p. 76-327, pl. 16-37).

1830. Johnston (G.). *Campontia eruciformis*. (*Zool. Journ.*, vol. III, p. 235).

1835. — Illustrations of British Zoology. (*Magaz. of Nat. Hist.*, vol. VIII, p. 179-181, fig.).

1865. — Catalogue of the British non parasitical Worms in the Brit. Museum. (*London*).

1902. Kertész (C.). Catalogus dipterorum hucusque descriptorum. Volumen I. (*Leipzig*). V. p. 247.

1903. — Katalog der paläarktischen Dipteren. Band I : Orthorrhapha nematocera. (*Budapest*). V. p. 134.

1898. Kieffer (J.-J.). Description d'un Diptère sous-marin recueilli aux Petites-Dalles (Seine-Inférieure). (*Bull. Soc. ent. Fr.*, p. 105-108, fig.).

1906. — Description de nouveaux Diptères nématocères d'Europe. (*Ann. de la Soc. scient. de Bruxelles*, vol. XXX, p. 311-348, fig. 21).

1906 *a*. — Diptera. Fam. Chironomidae. (*Genera insect. dirigés par Wystman*, 42e Fascic., 78 p., 4 pl.).

1838 Milne-Edwards. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, 2e édit., vol. V. (*Paris*.)

1892 Pavesi (P.). Sul *Branchiurus* di Viviani e considerazioni generali onomastiche. (*Boll. Scient. Pavia*, p. 17).

1865. Quatrefages (A. de). Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce, vol. II. (*Paris*).

1884. Ridley. Notice on *Thalassomyia Frauenfeldi*. (*Ent. monthl. Mag.*, vol. XX).

1856 Schiner (J.-B.) Anmerkungen zu dem im Bande V, pag. 13 dieser Verhandlungen abgedruckten Aufsatze Frauenfeld's : Beitrag zur Insecten-Geschichte. (*Verh. zool. bot. Ver.*, vol. VI p. 215-224).

1857. — Dipterologische Fragmente. V. (*l. c.*, vol. VII, p. 3-20).

1864 — Fauna austriaca. Die Fliegen. (Diptera). II Theil. (*Wien*).

1864 *a*. — Catalogus systematicus Dipterorum Europæ. (*Vindobonæ*).

1889. Skuse (Fr. A. A.). Diptera of Australia. Part. VI. The Chironomidæ. (*Proc. linn. Soc. N. S. W.*, 2e sér., vol. IV, p. 215-311, pl. XI-XIV *bis*).

1892. Theobald (Fr. V.). An account of british Flies (Diptera). I. (*London*).

1888 Verrall (G.-H.). A List of british Diptera. (*London*).

1901. — A List of british Diptera, 2nd edition. (*Cambridge*).

1805. Viviani (D.). Phosphorescentia maris. (*Genova*).

1856. Walker (Fr.). Insecta britannica. Diptera. Vol. III. (*London*).

1874. — Notes on Diptera and Lists of species. First series. (*London*).

1906. Wingate (W.-J.). A Preliminary List of Durham Diptera, with anaylitical Tables. (*Trans. of the N. H. Soc. of Northumb. and Newcast., vol. II*, 416 *p.*, 7 *pl.*).

1877. Wulp (F.-M. van der). Diptera Neerlandica. De tweevleugelige Insecten van Nederland. (*S. Gravenhage*).

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 51, p. 521 à 569, pl. VII à IX
15 Mai 1913

RECHERCHES
SUR LES
SARCOSPORIDIES
I. ETUDE MORPHOLOGIQUE

PAR

A. ALEXEIEFF

SOMMAIRE :

I. — INTRODUCTION

Nos connaissances sur le cycle évolutif des Sarcosporidies sont considérées comme extrêmement limitées pour ne pas dire nulles ; on pourrait croire que des recherches patientes et ayant un caractère expérimental conduiront seules à le bien établir. Or, comme nous le verrons, il est fort

probable que ce cycle évolutif est déjà connu dans ses grands traits, mais ses diverses phases avaient été attribuées à des parasites différents (1° *Sarcocystis tenella*, 2° *Coccidium Faurei*, 3° *Gastrocystis Gilruthi*). En rapprochant et réunissant certaines observations, on peut voir que pour les Sarcosporidies il n'y a que les phénomènes sexuels qui restent inconnus. Certes, je ne me dissimule point la nécessité qu'il y a à légitimer le rapprochement, dont je viens de parler, par voie d'expérimentation, ce que du reste je me propose de faire dès que les circonstances me le permettront.

Quoi qu'il en soit, il est incontestable que même les connaissances morphologiques (et en particulier cytologiques) sur les Sarcosporidies sont tout à fait insuffisantes ; les données des auteurs qui se sont occupés de ces Protistes sont contradictoires sur tous les points. Lorsqu'on parcourt les résumés de nos connaissances sur ce groupe dans de très bons traités de Protozoaires, comme celui de DOFLEIN (**1911**) ou celui de MINCHIN (**1912**), on est frappé de la pénurie de documents bien établis à ce sujet : tout chez les Sarcosporidies est controversé, aucun point de structure n'est accepté unanimement. D'une façon générale la connaissance de la structure du kyste et surtout de la spore chez les Sarcosporidies laisse encore beaucoup à désirer, malgré que le matériel en soit facile à se procurer et qu'il ne présente pas de difficultés de technique. En effet, si nous prenons, par exemple, la spore et envisageons ses trois formations les plus importantes, le noyau, les « corpuscules métachromatiques », la différenciation du pôle anténucléaire aminci, nous verrons qu'il y a désaccord entre les auteurs sur tous ces points. Pour ne considérer que le noyau ; tandis que la majorité des auteurs avec LAVERAN et MESNIL (**1899**) le placent près du pôle obtus de la spore et le décrivent comme un ellipsoïde volumineux, ERDMANN (**1910**) a prétendu récemment que ce serait là une « formation filamenteuse » (« Fadenapparat » = *capsule polaire* ou *cnidoblaste*) et que le véritable noyau se présenterait comme une petite sphérule située vers le milieu de la spore. Cette manière de voir est vraiment insoutenable, et néanmoins elle a été adoptée par HARTMANN (**1910**) dans son « *Praktikum der Protozoologie* » (!) (V. sa fig. 21).

L'étude de la spore (1) nous retiendra tout particulièrement. La paroi

(1) Certains auteurs font remarquer que les germes des Sarcosporidies n'ayant pas de paroi résistante ne méritent pas le nom de spores et ils les désignent comme *sporozoïtes*. On peut cependant, il me semble, garder le nom neutre de « spore » au lieu de le remplacer par celui de « sporozoïte » qui supposerait que la formation de ces germes a été précédée d'un phénomène de sexualité, idée très vraisemblable, mais qui reste à prouver.

JANIN (**1906-07**) fait un usage très particulier du terme « spore » : il l'emploie pour désigner les *logettes* renfermant les corpuscules reniformes (= spores des auteurs).

du kyste sur laquelle il y a presque autant d'opinions différentes que d'auteurs l'ayant étudiée, sera décrite aussi et comme on le verra, ma manière de comprendre cette paroi permettra de considérer l'ensemble du kyste sous un jour tout nouveau.

Les résultats de mes observations ont été consignés brièvement dans une note préliminaire (1911) (1).

On trouvera une bibliographie assez complète concernant les Sarcosporidies dans la revue « Sarcosporidia » faite par E. Teichmann (1912) in « *Handbuch der pathogenen Protozoen* » de S. von Prowazek. Cependant je ferai remarquer que Teichmann a tort de ne pas mentionner les recherches de Weber (1909-10) et celles surtout de Fiebiger (1910). En effet, si dans le travail de Fiebiger (travail fait en collaboration avec Th. Moroff) l'étude de la spore est très négligée, par contre on y trouve des données exactes sur la constitution de la paroi kystique ; ce mémoire du reste est très rarement cité, il n'est guère cité que dans le livre tout récent de Minchin (1912).

II. — TECHNIQUE

Les divergences dans l'interprétation des diverses parties de la spore des Sarcosporidies étant dues en grande partie à des techniques différentes employées par les divers auteurs, j'ai tâché en variant beaucoup la technique d'arriver à connaître la structure de cette spore dégagée en quelque sorte de l'influence de la technique employée.

Pour la fixation, je me suis servi de Bouin à l'eau (pour les coupes), de Flemming et surtout de sublimé alcoolo-acétique (suivant la formule de von Lehnossek, c'est-à-dire : sublimé à saturation 75 cc., alcool absolu 25 cc., acide acétique glacial 5 cc. ; si je ne me trompe pas, on attribue quelquefois cette formule à Schaudinn).

Une coloration très simple, à l'hématéine ou à l'hémalun, permet déjà de se faire une idée exacte de la structure de la spore. La méthode de Mann (bleu de méthyle-éosine) donne des contrastes de coloration frappants et très nets ; cette méthode de coloration s'applique surtout bien aux coupes sériées. Mais c'est naturellement l'hématoxyline au fer de Heidenhain qui en fin de compte donne des résultats les plus précieux. Cependant pour retirer tout le bénéfice de ce superbe colorant cytologique, il faut remplir les deux conditions suivantes : 1° pousser la différenciation

(1) Ces recherches ont été entreprises sur le conseil de M. le Prof. Mesnil.

à l'alun de fer assez loin et à des degrés variés ; 2° une autre condition consiste en une coloration plasmatique soignée. Du reste, si l'on a poussé la décoloration suffisamment loin pour que la laque ferrique ait quitté certains éléments nucléaires (la linine et la chromatine pure), cette coloration supplémentaire sera plus que plasmatique. Pour ma part, je me sers après l'alun de fer de colorations successives à l'éosine et au picro-indigo-carmin ; ce dernier colore le protoplasma en bleu verdâtre, tandis que l'éosine ne reste que sur les éléments nucléaires non couverts par la laque ferrique. Le caryosome qui est formé par un mélange intime de chromatine et de plastine est très sidérophile et garde la coloration noir intense. Dans ces conditions l'interprétation de diverses parties de la cellule est extrêmement facile (1).

Je me suis servi aussi de Giemsa (frottis secs) et de vert de méthyle acétique, mais ce sont là les méthodes sur lesquelles on ne peut pas se baser en faisant des études cytologiques.

III. — Kyste œsophagien de la Sarcosporidie du Mouton envisagé dans son ensemble (2)

Je ne m'arrêterai pas sur l'aspect macroscopique des kystes œsophagiens de la Sarcosporidie du Mouton : il est familier à tous les protistologues. Je ferai cependant remarquer la facilité avec laquelle ces kystes s'énucléent, ainsi que le fait qu'il faut exercer une pression assez forte pour qu'ils crèvent et laissent échapper un contenu blanchâtre plus ou moins liquide. Ces deux faits supposent l'existence d'une enveloppe propre, d'une cuticule enveloppant tout le kyste. Nous verrons que cette cuticule paraissant faire corps avec le kyste est en réalité une élaboration de la cellule hôte parasitée.

(1) En somme c'est la *triple coloration* de PRENANT dans laquelle le vert lumière (Lichtgrün) est remplacé par le picro-indigo-carmin.

Je procède de la façon suivante : après différenciation à l'alun de fer, la préparation est bien lavée à l'eau ; on la laisse séjourner une minute dans la solution aqueuse d'éosine à 2 °/°° ; ensuite, sans laver, on la transporte dans une solution aqueuse de picro-indigo-carmin (titre variable, 1 % p. ex.) où on la laisse aussi à peu près une minute ; on passe par la série des alcools plus ou moins rapidement, xylol, baume de Canada.

(2) Un fait assez curieux s'observe tous les ans aux Abattoirs de Vaugirard à Paris : on observe les kystes à Sarcosporidies sur les œsophages de presque tous les Moutons pendant l'hiver ; après les Pâques on ne peut plus en trouver un seul qui soit parasité. Les bouchers expliquent cette absence de kystes par le fait, que ces Moutons non parasités sont tondus. Il est évident que dans ce cas l'on ne doit pas tenir compte des observations des gens, qui pourtant, maniant un grand nombre de Moutons auraient pu donner des indications précieuses. Ce doit être en réalité une question de provenance : après les Pâques on fait venir les Moutons d'un pays où la Sarcoporidiose fait défaut (Algérie ?). La question d'âge doit jouer un rôle aussi : les agneaux ne sont pas parasités ou le sont beaucoup moins que les Moutons adultes.

Pour avoir une notion de la constitution du kyste, il faut avoir recours à la technique des coupes.

Sur les coupes nous verrons : une membrane d'enveloppe de laquelle se détachent les tractus cloisonnant l'intérieur du kyste en un certain nombre de compartiments ; les compartiments périphériques sont occupés par les éléments polygonaux qui sont les *sporoblastes*, les compartiments situés plus à l'intérieur sont bourrés de *spores* en banane, enfin les compartiments plus voisins du centre du kyste sont vides ou ne présentent qu'un reliquat granuleux.

Commençons par étudier la membrane d'enveloppe du kyste ; par cela même sera précisée la *topographie parasitaire*, c'est-à-dire la situation du kyste au milieu des tissus de l'hôte.

IV. — Membrane d'enveloppe du kyste

Suivant l'âge du kyste, l'épaisseur de l'enveloppe est variable. Cette enveloppe, très mince et peu différenciée au début (pl. VII, fig. 1), augmente peu à peu en épaisseur et se différencie d'abord en deux couches (pl. VII, fig. 2), ensuite en trois (pl. VII, fig. 3). Dans un gros kyste de l'œsophage du Mouton (pl. VIII, fig. 4 et 5) on rencontre en allant de la périphérie vers le centre, après la couche musculaire (m), une zone légèrement striée, parallèlement à la surface du kyste (z. f.) qui pourrait être interprétée soit comme formée par les fibres musculaires dégénérées tassées par pression et qui auraient complètement perdu leur striation, soit comme du tissu conjonctif (fibres conjonctives) tassé et ayant acquis un développement considérable par suite de la pression exercée par le kyste en voie d'accroissement continuel ; c'est cette dernière manière de voir qui me paraît conforme à la réalité : en effet cette zone (z. f.) ne présente nullement les réactions colorantes du tissu musculaire, mais elle prend exactement la même coloration que le tissu conjonctif. Ainsi avec la méthode de Mann elle est colorée en bleu pur ; de même traitée par le picro-indigo-carmin elle prend une teinte bleue comme le tissu conjonctif le mieux caractérisé et non pas la couleur verte que présentent les muscles (voir pl. VII, fig. 1 et 3). Après cette zone on observe une autre membrane deux ou trois fois moins épaisse (3 μ au lieu de 7-9 μ que mesurait la zone fibreuse, z. f.) qui se colore différemment (E), qui prend notamment avec le Mann une teinte rose brillant (pl. VII, fig. 2 et pl. VIII, fig. 5 ; E). Cette membrane d'enveloppe présente en réalité trois couches dont

deux, externe et interne, sont denses et assez homogènes, tandis que la couche moyenne (z. m.) est formée par des *filaments dressés plus ou moins radiairement et intriqués* de façon que leur ensemble représente une sorte de réticulum ; cette couche moyenne présente une teinte violacée après la coloration au Mann. La couche moyenne (z. m.) et la couche externe (z. e.) passent l'une dans l'autre d'une manière insensible ; par contre la couche interne (z. i.) est beaucoup mieux individualisée. C'est de cette couche interne, *comme sa continuation directe*, que se détachent les nombreuses cloisons (cl) qui donnent à l'ensemble du kyste un aspect aréolaire sur les coupes (cet aspect étant l'expression de la structure alvéolaire), et qui délimitent les « *chambres* » (ch. spl., ch. sp.) remplies de sporoblastes et de spores vers les parties périphériques du kyste, ne présentant qu'une masse granuleuse vers le centre de ce dernier. Quelle est la signification de toutes ces travées ? Doflein (**1911**) dans son traité classique exprime l'opinion généralement admise qu'il s'agit là des tractus protoplasmiques qui primitivement séparaient les sporoblastes (ou les « pansporoblastes »), ce seraient : *Plasmareste zwischen den* « *Pansporoblasten* ». De même, pour Doflein comme pour tous les autres auteurs, la membrane d'enveloppe du kyste représenterait la *cuticule* du parasite et Doflein (**1911**) dit à propos de la striation de cette enveloppe : « Wir kennen ganz ähnliche Srukturen bei Cnidosporidien und können auf Grund der dort gemachten Befunde die beiden Schichten für *Differenzierungen des Ektoplasmas* halten ». Nous allons voir que cette opinion ne doit plus être soutenue.

L'impression de rigidité que produisent la prétendue cuticule et les tractus qui s'en détachent, le double contour, les réactions colorantes, — aucun de ces caractères ne rappelle les propriétés d'un protoplasma peu différencié. Il s'agit là sans aucun doute d'une différenciation dans le sens du *tissu connectif*. On rejettera tout de suite l'idée des fibres conjonctives. En effet, ces dernières prennent une teinte bleu dans la méthode de Mann, et ici, ces cloisons se colorent en rose brillant par cette méthode. Ces cloisons présentent-elles les caractères du *tissu élastique ? Elles les présentent tous :* des *fibres anastomosées ramifiées*, sur le trajet desquelles on observe souvent les *grains* très sidérophiles groupés en chapelet (ces grains représentent le premier degré de la différenciation à partir du protoplasma indifférencié mais chromatophile) ; les fibres sont groupées en *lames* entières (comme cela a lieu dans les parois des vaisseaux p. ex.) Les fibres présentent un *double contour*, une *réfringence* toute spéciale ;

elles ne sont pas rectilignes, mais présentent un *trajet sinueux* avec des ondulations d'une amplitude plus ou moins grande (ces ondulations sont surtout nettes vers les parties centrales du kyste). *Tout ceci représente autant de caractères du tissu élastique* (1). Je conclus dont que les travées du kyste des Sarcosporidies, de même que la prétendue cuticule, loin d'être constituées par le protoplasma indifférencié, sont formées par de l'*élastine* (*fibres* et *lames élastiques*). Il serait difficile d'admettre qu'un Protiste soit capable de sécréter les fibres élastiques bien différenciées. Il me paraît beaucoup plus vraisemblable que l'origine, l'élaboration de cette substance élastique doit être rapportée à l'hôte. *C'est le sarcoplasme de la fibre musculaire parasitée qui évolue vers le tissu élastique* sous l'influence d'excitation due au parasite. Ce n'est point là une simple vue d'esprit, ni une présomption basée uniquement sur la difficulté d'admettre que la Sarcosporidie puisse élaborer des fibres élastiques : en faveur de cette manière de voir (qui change complètement la conception du kyste des Sarcosporidies) plaide hautement *l'existence des noyaux, appartenant sans aucun doute à l'hôte* et se trouvant *enfoncés dans l'enveloppe élastique* (dans sa couche externe, z. e., pl. VIII, fig. 4 et 5) ; on voit aussi parfois des noyaux plus ou moins dégénérés qui se trouvent *près de la couche interne* condensée de cette enveloppe (pl. VIII, fig. 4, z. i., vers le haut de la figure) (2).

Du reste, cette évolution du tissu musculaire en tissu élastique n'a rien qui puisse nous surprendre : ne savons-nous pas en effet que selon certains auteurs les stries minces d'Amici (de même que le sarcolemme auquel elles se rattachent intimement) seraient formées par de la substance élastique.

Je ne saurais trop insister sur le changement profond que doit subir la conception du kyste des Sarcosporidies. En particulier en ce qui concerne l'interprétation qu'il convient de donner aux cloisons délimitant les loges, cette interprétation doit être radicalement modifiée. DOFLEIN

(1) J'ai essayé la réaction à l'orcéine mais sans résultat. On sait d'ailleurs que cette réaction est délicate à réussir, comporte de nombreux tâtonnements ; on peut dire que si la réaction positive doit imposer des conclusions définitives, le résultat négatif ne prouve pas encore qu'il ne s'agit pas de substance élastique.

(2) Cette dégénérescence de certains noyaux n'est probablement pas déterminée par la compression graduellement croissante exercée de la part du kyste, mais doit s'expliquer par la participation directe des substances nucléaires dans le développement du tissu élastique. L'*élastine* (de même que la *kératine*) a pour point de départ la *chromatine* qui est rejetée hors du noyau ; finalement tout le noyau se désagrège, se fond avec la substance élastique qui s'est différenciée autour de lui comme autour d'un réservoir de matériaux ou plutôt d'un foyer transformant le protoplasme indifférencié en chromatine qui, subissant certaines modifications physico-chimiques, formera de l'élastine. C'est dans la zone interne de l'enveloppe élastique que la transformation du sarcoplasme en substance élastique est la plus complète, et c'est précisément dans cette zone interne qu'on observe des noyaux en voie de dégénérescence.

(1911), comme je l'ai dit plus haut, interprète ces cloisons comme persistance des membranes intercellulaires, et c'est même là pour cet auteur un argument en faveur de ce qu'il faut considérer réellement comme « *pansporoblastes* » les éléments cellulaires polygonaux : chaque pansporoblaste donnerait un certain nombre de sporoblastes qui se transforment en spores ; les tractus-cloisons retraceraient exactement les limites extérieures des pansporoblastes et représenteraient les restes de leurs cloisons mitoyennes. La même opinion avait été formulée dans le traité beaucoup plus ancien de Delage et Hérouard (**1896**) (1). En réalité il n'en est rien ; les dimensions de ces chambres sont très variables et, comme on peut constater facilement sur mes figures, les chambres les plus petites sont occupées par *plusieurs* éléments polygonaux (prétendus pansporoblastes, en réalité simples *sporoblastes*) : il n'y a aucun rapport entre le nombre de ces éléments polygonaux ou sporoblastes et la disposition des cloisons ; ceci s'explique parfaitement si l'on accepte avec moi que les fibres élastiques se forment et envahissent l'intérieur du kyste sans que les éléments de ce dernier (sporoblastes et spores) prennent une part quelconque à ce phénomène. Ces fibres et ces lames élastiques *s'insinuent suivant les lignes de moindre résistance*, ou, autrement dit, ce ne sont pas les cloisons qui modèlent la constitution alvéolaire du kyste, mais tout au contraire, c'est le groupement des sporoblastes qui détermine la direction des travées élastiques cloisonnant l'intérieur du kyste en une série de loges.

On doit se rappeler à ce sujet que cette disposition, où il y a pénétration intime réciproque du parasite et des éléments tissulaires de l'hôte, ne serait pas isolée chez les Sporozoaires. On sait que pour certains auteurs (Schröder, Schuberg) les gros noyaux dits *végétatifs* que l'on observe chez les *Glugea* dans la couche plasmodiale périphérique, appartiendraient à l'hôte (2).

De même Mrazek (**1910**) considère que chez *Myxocystis* les noyaux

(1) Delage et Hérouard désignent sous le nom de *spores* (*nues*) ou de *sporoblastes* les « sphérules arrondies uninucléées » qui se trouvent délimitées par les cloisons : le même emploi du mot *spore* a été ensuite fait par Janin (**1906-07**). Delage et Hérouard considèrent comme sporozoites les *corpuscules réniformes* des auteurs, je reviendrai sur ce point quand nous nous occuperons de la question si discutée de la place que doivent occuper les Sarcosporidies dans la systématique des Sporozoaires.

Cette remarque et quelques autres analogues ont pour but de permettre aux lecteurs qui n'ont pas fait la bibliographie concernant le groupe des Sarcosporidies de s'orienter dans la terminologie embrouillée adoptée par divers auteurs.

(2) Stempel et ensuite Awerinzew et Fermor se sont opposés à cette manière de voir. Cependant il me semble qu'il suffit d'une simple inspection de ces gros noyaux pour décider que ce sont là *des noyaux de Métazoaire* avec cette disposition de matériaux nucléaires complexe et irrégulière toute spéciale.

« végétatifs » (qui sont ici mêlés aux spores), ainsi que les prolongements ciliformes, appartiennent en propre au lymphocyte parasité et hypertrophié. Je crois pour ma part que cette manière de voir doit être généralisée et étendue à toutes les Myxosporidies plasmodiales : dans les « kystes » de Myxosporidies la prétendue partie somatique représenterait la cellule parasitée ; le parasite serait intracellulaire ; la distinction en soma et germen chez les Myxo- et Microsporidies plasmodiales, chez les Actinomyxidies serait purement illusoire.

Chatton (1910) en étudiant le « kyste de Gilruth » incline à considérer comme très vraisemblable l'opinion que la cellule gigantesque (« cellule pariétale ») qui se trouve à la périphérie du kyste de Gilruth, avec son revêtement en brosse, représente une cellule glandulaire énormément hypertrophiée des culs-de-sac glandulaires de l'hôte. Et en effet, les caractères du noyau de cette cellule pariétale sont bien ceux du noyau de Métazoaire.

Comme je l'ai déjà dit, la structure de l'enveloppe kystique des Sarcosporidies a été comprise de plusieurs manières différentes par divers auteurs. Je n'entrerai pas ici dans les détails de ces descriptions et je renvoie ceux que cette question intéresse au mémoire de Ferret (1903), où celle-ci est exposée à partir de Rainey jusqu'à 1903. Depuis 1903 il n'y a guère à mentionner que les recherches de Weber (1909 et 1910) et celles de Fiebiger (1910). Il n'est pas sans intérêt de rappeler que c'est Virchow qui, le premier, a émis l'opinion que les cils de l'enveloppe n'étaient autre chose que l'expression de la striation transversale de la cellule musculaire. Fiebiger (1910) dans ses recherches a été amené à accepter entièrement cette manière de voir : « Nach unseren Untersuchungen ist es zweifellos, dass die von anderen Autoren als Stäbchensaum, Porenkanälchen, Wimperbesatz angesprochene Hülle aus quergestreifter Muskelsubstanz besteht ». Et plus loin cet auteur dit : « Nach diesen Darlegungen würden wir uns also der älteren Auffassung Virchows und anderer Forscher anschliessen, nach welcher die Stäbchenschicht keine fremde Bildung wäre. Sie ist demnach auch nicht ein ektoplasmisches Ausscheidungsprodukt des Parasiten, als welche sie auch in Dofleins Lehrbuch der Protozoenkunde angeführt ist ». Fiebiger ajoute : « Damit fällt aber auch die daran geknüpfte Analogisierung mit der Streifenkapsel von Knidosporidien weg ».

On a beaucoup discuté sur la signification qu'il faut attribuer à la striation de l'enveloppe kystique des Sarcoporidies : pour les uns, il s'agis-

sait là réellement des cils ; pour les autres, c'était une apparence de cils due à la présence dans cette enveloppe de fins pores canaliculés. *L'aspect strié ou la fausse ciliation de l'enveloppe kystique s'explique très simplement par la persistance de la striation musculaire.*

Cependant FIEBIGER n'a même pas songé à rapporter à l'hôte la zone interne de l'enveloppe et les cloisons qui en partent.

Tous les détails de la structure de l'enveloppe kystique rentrent au second plan dès qu'on accepte que cette enveloppe est *entièrement élaboration de l'hôte :* les parties de la fibre musculaire différenciées en myofibrilles *perdent petit à petit leur striation* et subissent, *de même que le sarcoplasme*, une évolution aboutissant à la formation d'un tissu de *nature élastique.*

Je pourrais terminer ici l'histoire de l'enveloppe kystique des Sarcosporidies et passer tout de suite à l'étude des sporoblastes, mais je tiens à insister avant de faire cela sur un détail de structure de cette enveloppe (*prétendue cuticule*), détail qui a son importance. J'ai déjà mentionné plus haut l'existence de *grains sidérophiles* sur le trajet des cloisons et de la zone interne (z. i.) de l'enveloppe du kyste (pl. VIII, fig. 4) : ces grains, probablement d'origine nucléaire, sont très caractéristiques pour les formations de nature élastique, c'est le premier stade de la différenciation dans le sens du tissu élastique. Il est curieux de remarquer que ces grains ont été décrits et figurés par FERRET (**1903**, pl. I, fig. 10) et même dans le mémoire relativement ancien de BERTRAM (**1892**, pl. XXXIX, fig. 16, où l'on voit à côté de la « cuticule » de petits grains noirs).

V. — Etude du sporoblaste

On donne le nom de *sporoblastes* aux cellules polygonales par pression réciproque qui se trouvent dans les loges périphériques du kyste ; les sporoblastes sont disposés par groupes ou paquets qui ne remplissent pas toujours exactement les loges délimitées par les trabécules de l'hôte. Souvent on désigne ces éléments sous le nom de *pansporoblastes*, mais des recherches récentes de NEGRI et de celles d'ERDMANN il paraît se dégager que ce ne sont là que de simples sporoblastes qui, après un nombre de divisions indéterminé se transformeront directement en spores. Les sporoblastes représentent dans leur ensemble la *zone de prolifération* du kyste par excellence ; en effet, quoique selon les observations de plusieurs auteurs les spores en banane soient capables de se multiplier elles aussi

par division binaire, ce sont surtout les sporoblastes qui, en se multipliant, contribuent à augmenter le nombre d'éléments kystiques et à accroître les dimensions du kyste.

Erdmann (1910) a prétendu que le noyau de sporoblastes est représenté par une sphérule compacte sidérophile ; cela s'explique par le fait que cet auteur n'a vu de noyau que son caryosome. En réalité le noyau de sporoblastes est du type vésiculeux à caryosome tout excentrique (1) et séparé par un halo clair du reste de la substance nucléaire finement granuleuse (ces grains étant formés par de la chromatine pure) (pl. VIII, fig. 4 et 5). Comme nous le verrons pour les spores, le Mann colore en rose brillant le caryosome et en bleu azur les grains de chromatine pure (pl. VIII, fig. 5) ; il n'y a qu'à agglomérer la substance nucléaire en grains plus gros pour passer du noyau des sporoblastes à celui des spores. Le protoplasme des sporoblastes est granuleux, mais les « grains sphériques » font complètement défaut. Le métabolisme nutritif très particulier et très intense qui conduit à leur formation et dans lequel le caryosome joue un rôle capital, n'est pas encore entré en jeu. Le rejet du caryosome effectué plusieurs fois dans le cytoplasme, l'établissement d'un « régime glandulaire », l'acquisition d'une forme allongée et incurvée en banane ou en faucille, — voici en quoi consiste le processus de la transformation du sporoblaste en spore, processus s'effectuant dans le sens centrifuge ; dans le kyste tout jeune il n'y a que des sporoblastes, ensuite les sporoblastes voisins des parties centrales du kyste subissent les changements qui en font des spores, tandis que les sporoblastes périphériques continuent à se multiplier et à reculer de plus en plus les limites extérieures du kyste ; de ces sporoblastes, les plus internes se transforment en spores, les autres, les plus périphériques (= les plus jeunes), se multiplient, et ainsi de suite. L'*extension* du kyste est possible malgré la présence d'une épaisse enveloppe grâce aux *propriétés élastiques de cette enveloppe*. Concurremment avec l'accroissement du kyste les spores se trouvant au centre du kyste (= les plus âgées) se désagrègent, d'où la formation des chambres vides. Ainsi dans un

(1) Parfois ce caryosome est aplati et figure alors une sorte de calotte polaire. La même disposition s'observe dans le noyau de certaines Myxosporidies (p. ex. chez *Ceratomyxa drepanopsettæ* Awerinzew d'après Awerinzew, 1903) et de quelques Hémogrégarines (en particulier chez *Karyolysus lacertarum* Danilewsky, v. Reichenow, 1912, fig. 12). Chose curieuse : chez les Hémogrégarines certains auteurs ont interprété ce caryosome périphérique comme un blépharoplaste et même c'était là un argument important en faveur de l'opinion de Schaudinn sur la parenté extrêmement étroite entre les Hémogrégarines et les Trypanosomes. La même erreur a été commise pour le noyau des Sarcosporidies ; quand nous étudierons la structure de la spore, nous verrons que certains auteurs (en particulier v. Ratz, 1910), impressionnés par l'indépendance du caryosome vis-à-vis du reste de noyau, ont voulu voir dans ce caryosome l'homologue du blépharoplaste. Cette manière de voir ne peut être soutenue pas plus que dans le cas des Hémogrégarines.

kyste arrivé au terme de développement nous avons : à la périphérie, immédiatement en dedans de l'enveloppe, de place en place quelques chambres remplies de sporoblastes, ensuite les chambres bourrées de spores en faucille, et enfin des loges centrales vides ou ne présentant que quelques restes granuleux des spores autolysées (pl. VIII, fig. 4 et 5).

VI. — Etude de la spore

Spore observée in vivo et d'après les préparations extemporanées.

Les spores examinées à l'état frais se présentent comme des corpuscules assez réfringents et présentent des contours bien nets (pl. IX, fig. 6). Leur forme pourrait être comparée à celle d'une banane, dont cependant la courbure serait en général légèrement exagérée. Comme dans une banane on distingue facilement dans la spore une extrémité tronquée, abrupte, tandis que l'autre extrémité est amincie et se termine le plus souvent par un petit mucron, une sorte de petit rostre. La partie de la spore qui avoisine l'extrémité amincie, sur un tiers à peu près de la longueur de la spore, apparaît comme homogène, mais parfois présente une striation (pl. IX, fig., 7). Les stries, quand elles sont présentes, sont le plus souvent obliques, mais se rapprochent cependant davantage de la direction perpendiculaire à l'axe longitudinal de la spore. Ces stries m'ont paru être *superficielles* et *purement tégumentaires*. Au tiers moyen de la spore se trouvent des grains sphériques très réfringents, en quantité plus ou moins considérable. Dans le dernier tiers de la spore, près du pôle obtus, mais à une certaine distance de celui-ci, se trouve une sorte de grosse vacuole ellipsoïdale ou ovoïde qui occupe presque toute la largeur de la spore et paraît toucher à la membrane d'enveloppe sporale du côté convexe de la spore. On peut être très facilement fixé sur la signification de cette vacuole. Il suffit pour cela d'ajouter à la préparation une ou deux gouttes de vert de méthyle acétique, et l'on verra presque immédiatement apparaître dans cette vésicule des granules verts (pl. IX, fig. 8) : *cette vacuole représente en réalité le noyau de la spore*. Les grains sphériques du tiers moyen de la spore prennent sous l'influence du vert de méthyle, quand ce colorant, comme cela arrive souvent, n'est pas absolument pur (quand il renferme notamment des traces de bleu de méthylène) une teinte lilas très nette (pl. IX, fig. 8).

Un autre réactif nous permettra de déceler dans la spore une substance dont l'existence sur le vivant n'a pu être soupçonnée. Agissons, en effet, sur les spores avec une solution iodée, la liqueur de Lugol par exemple ; nous verrons le protoplasma devenir d'un jaune très pâle (les grains sphériques restent incolores), tandis qu'une coloration brun acajou se localise sur deux plages : l'une près du noyau du côté de la grosse extrémité arrondie, l'autre dans le tiers moyen de la spore dans l'intervalle des grains réfringents sphériques (pl. IX, fig. 9). On peut en conclure que dans la spore, il y a des réserves de *glycogène* ou d'une substance voisine. Il y a sans aucun doute analogie entre cette vacuole rétronucléaire et la « vacuole iodophile » bien connue dans les spores des Myxoporidies (v. p. ex. *Myxobolus Pfeifferi* d'après les figures de Keysselitz, 1908).

a.) Etude cytologique de la spore d'après les préparations permanentes.

Comme il résulte de quelques notions que je viens de donner sur la constitution générale de la spore, on peut distinguer dans cette spore trois segments qui, tout en restant continus présentent cependant en général des limites assez nettes. Ce sont : 1° le *segment anténucléaire* correspondant à la région homogène (ou striée) qui avoisine le pôle aminci ; 2° le *segment moyen* présentant des grains réfringents ; 3° le *segment nucléaire* qui pourrait lui-même être subdivisé en : *a*) *partie nucléaire* proprement dite renfermant le noyau, et *b*) *partie paranucléaire* ou *rétronucléaire* ayant un peu la forme en crosse de pistolet et s'étendant entre le pôle postérieur du noyau et l'extrémité obtuse postérieure de la spore.

Je décrirai maintenant avec quelques détails toutes les parties constituantes de la spore.

Noyau. Le noyau de forme ovale (en coupe optique), allongé suivant l'axe longitudinal de la spore est volumineux : son diamètre longitudinal représente plus d'un quart de la longueur de l'axe de la spore, tandis que son diamètre transversal est presque égal à celui de la spore. Ce noyau ne paraît pas posséder une membrane d'enveloppe : la séparation des substances nucléaires d'avec le cytoplasma serait purement *physique* ; cependant, dans certains cas, j'ai cru apercevoir une membrane qui semble toutefois faire défaut (ou au moins devient extrêmement mince) aux deux pôles du noyau. La structure de ce noyau est essentiellement granuleuse et elle apparaît plus ou moins complexe suivant la technique employée. Déjà avec le Giemsa (pl. IX, fig. 10-13), on obtient des gra-

nules colorés en rouge vif carminé, relativement très gros, beaucoup plus gros que les granules que l'on observera après une fixation cytologique et une coloration appropriée (à l'hématoxyline ferrique p. ex.). On a fait, et avec raison, des critiques sévères à la technique « barbare » des frottis secs à propos des recherches morphologiques sur les Trypanosomes. En effet, cette méthode des frottis secs faisait voir dans le noyau des Trypanosomes à la place d'un volumineux caryosome et d'une très faible quantité de chromatine périphérique, des blocs de chromatine (prétendus « chromosomes ») et point de caryosome. Cependant ici, dans le cas des spores des Sarcosporidies, la structure du noyau est relativement bien rendue par ce procédé des frottis secs, il n'y a que l'*exagération de la structure granuleuse* de ce noyau : les grains de chromatine sont étalés, agrandis dans leurs dimensions apparentes (à cet agrandissement s'ajoute en plus l'empâtement, le dépôt exagéré de la matière colorante sur la chromatine) ; le reticulum de linine qui du reste est peu distinct d'avec les meilleures méthodes de fixation et de coloration, n'est point visible ; le caryosome le plus souvent n'apparaît pas, fragmenté qu'il est probablement en plusieurs morceaux. Cependant j'ai pu apercevoir ce dernier assez souvent, surtout dans les préparations qui avant de subir la dessiccation ont été exposées à l'action des vapeurs osmiques (pl. IX, fig. 13). Ce caryosome est, par contre, extrêmement facile à mettre en évidence soit par l'hématoxyline au fer qui le colore en noir foncé, soit par le Mann ; avec cette dernière méthode le caryosome se trouve coloré en rose brillant tandis que les autres grains chromatiques nucléaires sont colorés en bleu (pl. IX, fig. 19, 31 et 32). Le caryosome apparaît donc ici, comme c'est du reste la règle chez les Protistes, formé par un mélange de chromatine et de plastine, tandis que les grains plus petits disséminés dans l'aire nucléaire sont formés par la chromatine pure. Ces grains correspondent sans aucun doute à la « *chromatine périphérique* », telle qu'elle existe dans le noyau des Protistes très variés ; j'évite cependant d'employer cette expression à cause de la position toujours très excentrique qu'occupe le caryosome. En effet, ce dernier est le plus souvent placé à l'un des deux pôles du noyau ; plus rarement il occupe une position intermédiaire tout en restant superficiel. Le caryosome est entouré d'un halo clair ; on voit souvent ce caryosome placé en dehors de l'aire nucléaire ce qui s'explique facilement si l'on se rappelle que la membrane nucléaire est virtuelle ; sur la signification de cette situation extranucléaire du caryosome je reviendrai ultérieurement.

La linine dont les tractus relient les grains chromatiques est peu abondante ; on voit ces tractus relativement bien sur les coupes (1).

En résumé, le noyau de la spore des Sarcosporidies pourrait être caractérisé : noyau de forme ovoïde ou ellipsoïdale, légèrement aplati, ne possédant pas de membrane bien individualisée, avec un petit caryosome placé à la périphérie, qui peut même se trouver en dehors du noyau, avec des grains nombreux et plus ou moins fins de chromatine pure répartis sur un réticulum lininien peu développé.

Le noyau de ce type est assez fréquent chez les Protistes ; il se rencontre chez certains Flagellés parasites, ainsi p. ex. le noyau de *Trichomonas augusta* Alex. ne diffère de celui que je viens de décrire que par la position du caryosome moins excentrique, — ce dernier n'est pas tout à fait relégué à la périphérie. Le noyau de la spore des Sarcosporidies rappelle surtout celui des Mysosporidies. En effet, si l'on examine les figures de KEYSSELITZ (**1908**) se rapportant au *Myxobolus Pfeifferi*, on retrouvera le même type du noyau à caryosome réduit, plus ou moins excentrique et entouré d'un halo clair, à chromatine « périphérique » abondante sous forme de grains qui sont reliés les uns aux autres par des tractus de linine. La même structure du noyau s'observe chez les Hémogrégarines (v. les figures de REICHENOW, **1910**, se rapportant à l'*Hœmogregarina Stepanowi*).

Certains auteurs, en particulier VON RATZ (**1910**), de même que VON BETEGH (**1909**), en se basant sur l'indépendance que le caryosome paraît présenter vis-à-vis du reste du noyau, qualifient ce caryosome de *centrosome ;* VON RATZ fait remarquer en outre que ce caryosome extranucléaire rappelle le *blépharoplaste* des Flagellés ou encore le *corps paranucléaire* (*Nebenkern*) de certains Protistes. Il est possible que ce grain se conduit pendant la division du noyau comme un centrosome, mais ceci est loin d'être prouvé (2).

L'assimilation du caryosome avec le blépharoplaste ou avec le Nebenkern ne peut pas être soutenue, car il n'y a entre ces organites qu'une ressemblance superficielle qui résulte de ce qu'ils sont tous des *dérivés nucléaires*.

(1) Quand la fixation est défectueuse (dans les coupes ou dans les frottis), le contenu nucléaire (grains de chromatine et tractus lininiens) se condense, se retracte vers le milieu du noyau et l'ensemble figure ce qu'ERDMANN (**1910**) appelle « formation filamenteuse » (« Fadenapparat ») ; contrairement à l'opinion de cet auteur, il s'agit là incontestablement du véritable noyau de la spore.

(2) Il se peut même qu'il ne fait que donner les deux centrioles par une sorte de bourgeonnement comme cela aurait lieu d'après KEYSSELITZ (**1908**) chez le *Myxobolus Pfeifferi*, mais c'est là encore une simple supposition. Les figures que donne NEGRI (**1910**) à propos des divisions des spores s'effectuant dans des kystes très jeunes de *Sarcocystis muris* ne nous édifient pas sur ce point cytologique important, pas plus que les recherches plus récentes de TEICHMANN (**1911**).

En tout cas l'homologie de ce grain, qu'il soit intra ou extranucléaire, avec un *caryosome* ne laisse aucun doute ; ses migrations qui aboutissent à sa sortie complète de l'aire nucléaire s'expliquent par les *phénomènes sécrétoires* dont la spore est le siège et sur lesquels je reviendrai plus loin.

La structure du noyau de la spore des Sarcosporidies a été différemment interprétée et décrite par les auteurs. Laveran et Mesnil (**1899**) y ont signalé un caryosome central ou deux petits périphériques. Cette description est très inexacte : ces auteurs ne se sont point aperçus de l'existence de la chromatine en grains qui est pourtant abondante et de plus ils n'ont pas remarqué la position *constamment* excentrique du caryosome.

Par contre, Perrier (**1907**) ne voit dans le noyau qu' « un grand nombre de grains de chromatine de formes irrégulières », la présence du caryosome lui a échappé. Weber (**1909-10**) donne d'assez bonnes figures du noyau dans la spore de *Sarcocystis platydactili ;* cependant là les grains chromatiques seraient très peu nombreux et les tractus plastiniens étant bien développés, la structure générale du noyau serait plutôt réticulée que granuleuse. Erdmann (**1910**), comme je l'ai déjà dit plus haut, a émis une opinion tout à fait paradoxale ; pour elle le noyau des auteurs serait en réalité la capsule polaire (« Fadenapparat ») ; nous avons vu que c'est là une erreur formelle ; ce qu'Erdmann donne pour le noyau doit être en réalité tantôt le caryosome extranucléaire (ses figures 2 et 3), tantôt simplement, un de ces grains sphériques plus ou moins métachromatiques dont j'aurai à parler tout à l'heure (ses figures 4, 5 et 6). Selon Crawley (**1911**) le noyau de la spore de *Sarcocystis Rileyi* Stiles (il désigne ce noyau comme « corps chromatique n° 1 ») serait du type massif ou compact et se colorerait comme le kinetonucléus des Trypanosomes.

Partie polaire para- ou rétronucléaire. Cette partie présente un protoplasma assez dense semé de quelques petites granulations qui, réfringentes *in vivo*, prennent les colorants d'une façon un peu plus intense que le cytoplasma. Vers le milieu de cette région, on observe le plus souvent une petite vacuole qui est en rapport avec le dépôt du glycogène qui se fait dans cette région ; cette vacuole est sans aucun doute analogue à la « vacuole iodophile » des spores des Myxosporidies. Quelquefois on observe dans cette zone un ou plusieurs « grains sphériques » comme on en voit en plus grande quantité dans le segment moyen de la spore.

Segment moyen de la spore. Ce segment moyen est surtout caractérisé par la présence d'un plus ou moins grand nombre de grains sphériques

très réfringents *in vivo*. Ces grains se colorent très bien, avec la plupart des colorants et surtout bien par l'hématoxyline au fer. Si l'on différencie beaucoup après ce dernier colorant et qu'on colore la préparation à l'éosine et au picro-indigo-carmin, les grains sphériques présentent une teinte jaune foncé parfois verdâtre.

ERDMANN (**1910**), après avoir effectué toute une série de réactions colorantes et dissolvantes, conclue que ce sont là des grains *métachromatiques*. Je n'y ai pas retrouvé très nettement le caractère de métachromasie, je ne l'ai observé ni avec l'hémalun, ni avec le bleu polychrome d'Unna, ni avec le bleu de méthylène (1). Cependant j'ai observé une métachromasie assez nette en colorant les spores directement (sans fixation préalable) avec le vert de méthyle acétique *impur* (quoique venant de chez Grübler), — les grains avaient pris une teinte lilas (due au bleu de méthylène ?) En somme *le caractère métachromatique de ces grains sphériques est très fugace, et la plupart du temps très peu prononcé*. Du reste, comme ERDMANN en convient elle-même, dire corpuscules « métachromatiques » n'explique pas encore la nature de ces corpuscules (2) ; les auteurs qui ont étudié les corpuscules métachromatiques (ou *grains rouges*) se sont fait des opinions différentes sur leur signification : pour les uns ce serait le produit de dégénérescence, pour les autres — des matériaux de réserve, pour les autres encore — les enzymes.

Quelle est la signification de ces grains, que l'on peut appeler, pour ne rien préjuger sur leur nature, les grains *sphériques* ? Il faut tout de suite rejeter toute idée d'un phénomène de dégénérescence, ces grains se trouvant dans la spore à l'état « *normal* » et disparaissent au contraire, quand la spore commence à dégénérer (v. plus loin à propos d'involution de la spore). Ces grains pourraient être soit des matières de réserve soit du zymogène. Personnellement j'incline plutôt à les considérer comme des grains de *zymogène ;* je reviendrai sur ce sujet quand j'aurai à envisager la spore comme *élément glandulaire*.

CRAWLEY (**1911**) ne mentionne point l'existence de ces grains sphéri-

(1) Selon ERDMANN, ces grains prennent une teinte rouge vineux par le bleu polychrome ou l'hémalun, après la fixation au Bouin ou à l'alcool à 80°. Le caractère de métachromasie dépendrait beaucoup du fixateur employé, ainsi après la fixation au Flemming les grains n'ont pu être colorés par le bleu polychrome et cependant ces grains étaient conservés dans cette fixation comme l'a démontré la coloration ultérieure à l'hématoxyline ferrique. D'autre part ERDMANN n'est pas sûre que tous les grains sphériques que l'on observe dans le segment moyen de la spore soient les corpuscules métachromatiques, et elle ajoute à ce propos : « Mir ist es stets aufgefallen, dass in den mit Heidenhain gefärbten Präparaten sich mehr runde Körper befinden als metachromatische Körper in den Präparaten, die mit ihren spezifischen Färbungen behandelt worden waren ».

(2) Cependant il y a quelque chose de commun entre tous les grains métachromatiques : c'est leur *origine ;* pour moi ils sont toujours formés, au moins en partie, aux dépens de matériaux NUCLÉAIRES.

ques dans le segment moyen de la spore de « *Sarcocystis rileyi* » Stiles, mais à leur place il décrit une sorte de noyau du type vésiculeux dont la chromatine généralement serait condensée en un gros caryosome ; dans certains cas cette chromatine se présenterait sous la forme de plusieurs petits caryosomes (ses figures 4 à 9, pl. XXXVI, montrant les différents aspects de son « corps chromatique n° 2 »). Il me paraît indubitable qu'il s'agit là en réalité d'un amas de *grains sphériques* (dits *métachromatiques*), et l'inspection des figures dont je viens de parler le démontre très nettement. En conséquence je n'accepte point l'assertion de Crawley que les spores de « *Sarcocystis rileyi* » (est-ce une « bonne » espèce ?) possèdent deux noyaux (« chromatin body n° 1 » et « chromatin body n° 2 »), le corps chromatique n° 2 de Crawley représentant manifestement l'ensemble de grains sphériques confluents par suite d'une mauvaise fixation ; l'affirmation de Crawley que ces spores sont binucléées repose sur une erreur d'observation et d'interprétation. D'une façon générale, les figures que donne cet auteur, témoignent d'une technique défectueuse (ainsi en particulier la description du vrai noyau [= corps chromatique n° 1] comme étant tout à fait compact, sans aucune différenciation, résulte évidemment de l'examen des préparations mal fixées et surcolorées).

Segment anténucléaire. Ce qui frappe surtout dans ce segment anténucléaire, c'est sa sidérophilie. Il se colore d'une façon très intense par l'hématoxyline au fer et il est le dernier à se décolorer. Ce n'est pas une coloration diffuse : on arrive facilement à discerner qu'il y a là des sphérules plus ou moins volumineuses, tassées les unes contre les autres et plus ou moins confluentes ; ce sont ces sphérules qui sont sidérophiles, tandis que le substratum dans lequel elles se trouvent est plutôt acidophile et fixe avidement l'éosine et l'orange. Si l'on différencie beaucoup à l'alun de fer et qu'on colore au picro-indigo-carmin, le segment anténucléaire prend une teinte distincte de la teinte bleuâtre que présente le protoplasma du reste de la spore. Pour se servir d'une formule un peu vague, le substratum dans lequel se trouvent plongées les sphérules sidérophiles, se présente avec les caractères du protoplasma *différencié*. Nous allons voir que dans *l'involution* de la spore, les sphérules sidérophiles disparaissent et la chromatophilie vis-à-vis des matières colorantes acides s'accroît ; on peut donc penser que l'éosinophilie du protoplasme intersphérulaire du segment anténucléaire s'explique par un commencement d'autolyse, de dissolution des sphérules sidérophiles qui sont d'origine *caryosomienne*. Je rappelle que dans la triple coloration que j'emploie, les

substances chromatiques (ou nucléaires d'une façon plus générale) seules gardent la coloration par l'éosine, ce qui démontre le bien fondé de cette dernière supposition : le « cytoplasme » intersphérulaire est très éosinophile parce qu'il renferme en plus ou moins grande proportion des substances chromatiques d'origine nucléaire.

Le petit *rostre* (1) qui termine le pôle anténucléaire (= antérieur) de la spore est assez sidérophile, toujours libre de sphérules et se colore en rose intense par l'éosine.

Souvent, pendant la fixation, la mince *pellicule* qui entoure la spore est bien mise en évidence par suite de retrait que subit le corps protoplasmique à l'intérieur de cette pellicule ; la cuticule apparaît alors comme un cylindroïde creux circonscrivant à une certaine distance le contour du corps sur une étendue plus ou moins grande du segment anténucléaire. La cuticule présente assez souvent des sortes de solution de continuité, des incisures en forme de coin pénétrant plus ou moins profondément (pl. IX, fig. 24 à 26) ; ces fentes s'expliquent probablement par les plissements, par l'exagération de la courbure des spores ou au contraire par le redressement forcé de cette courbure, qui peuvent avoir lieu pendant l'étalement des spores sur lame ; les incisures se font presque toujours vers le milieu de la spore, c'est là que se trouve l'endroit de moindre résistance, ou plus exactement c'est là que se fait surtout sentir la résultante des forces qui déterminent la rupture de la pellicule.

La *striation* que l'on observe parfois dans le segment anténucléaire est, comme je l'ai déjà dit, purement *cuticulaire,* superficielle. On a voulu voir dans cette striation l'expression du filament urticant d'une capsule polaire, analogue à celle des Cnidosporidies. Comme Doflein (**1911**) le fait remarquer avec raison, cette opinion ne peut pas être soutenue, car les spores des Sarcosporidies sont uninucluées et par conséquent on ne peut pas accepter qu'il puisse y avoir une capsule polaire (avec son noyau). Cependant certains auteurs (Pfeiffer, plus récemment van Ecke) ont décrit un ou deux filaments dévaginés. C'était là, sans aucun doute un artéfact de la préparation (étirement de la cuticule détachée de la spore sur une certaine étendue, ou ce qui est encore plus probable des filaments fibrineux attachés accidentellement à une extrémité de la spore). Laveran et Mesnil (**1899**) ont beaucoup contribué à l'extention de cette opinion erronée sur l'existence d'une capsule polaire dans la spore des Sarco-

(1) D'après Perrier (**1907**) le rostre « semble être susceptible de faibles mouvements de protraction et de rétraction ».

sporidies, en comparant la striation qui s'observe dans cette spore à celle des capsules polaires des Myxosporidies. Perrier (1907) a fait une juste critique de cette interprétation. D'après cet auteur (ses recherches avaient été effectuées au laboratoire de M. le Prof. Léger qui nie formellement lui aussi l'existence d'une capsule polaire dans la spore des Sarcosporidies), la striation dont il est question « est due uniquement à de fins plissements de la couche externe différenciée de la spore ». Selon Perrier, cette striation absente dans les spores absolument fraîches, peut apparaître dans toutes les spores si on les chauffe légèrement ou si on les plonge dans une solution de NaCl plus concentrée que le liquide physiologique : l'osmose provoque une rétraction de la partie antérieure de la spore ; « de même, chez les spores provenant de pièces ayant séjourné quelque temps à l'air, la striation se produit normalement par légère déshydratation ». La question de la présence ou de l'absence d'une capsule polaire dans les spores des Sarcosporidies est importante, car c'est surtout sur la présence de cette capsule polaire à filament spiral qu'était fondé le rapprochement entre les Sarcosporidies et les Myxosporidies ; je reviendrai sur ce point lorsque je discuterai les affinités des Sarcosporidies.

b.) Spore envisagée comme élément glandulaire.

La spore des Sarcosporidies nous apparaît comme un élément très nettement *polarisé :* une extrémité nucléaire au niveau de laquelle les matériaux puisés par osmose dans le milieu ambiant subissent une transformation déterminée (deviennent notamment substance chromatique, caryosome, qui est ensuite rejeté dans le cytoplasme où il s'hydrate), une autre extrémité qui, formée par un protoplasme à caractères tinctoriaux particuliers, renferme le produit d'activité protoplasmique sous forme de sphérules sidérophiles ; entre ces deux régions se trouve la zone moyenne qui représente une région de transition. Il y a là en somme une *polarisation* comparable p. ex. à celle que présente une *cellule muqueuse* (*caliciforme*). De plus, si l'on envisage la morphologie de la spore, les grains sphériques du segment moyen, si l'on prend en considération l'existence de glycogène, cette spore se présentera à nous comme ayant tous les attributs d'un *élément glandulaire.*

Parmi les grains sphériques, il y en a qui paraissent être encore fixés sur les travées cytoplasmiques (ils sont alors en général assez petits) et

il y en a d'autres, plus gros, qui sont déjà déposés dans les vacuoles entre les travées du réticulum cytoplasmique ; ceci correspond sans doute aux deux *états* d'une même substance, il doit s'agir là d'une transformation analogue à celle qui a lieu lorsque le *prozymogène* devient *zymogène*. Les boules du segment anténucléaire de la spore, plus irrégulières que les grains sphériques initiaux du segment moyen, variables quant à leurs dimensions et plus ou moins confluentes représentent dans ce cas l'état définitif de cette substance élaborée par la spore. Ce serait l'*enzyme*, la « *sarcocystine* » de LAVERAN et MESNIL (1909 *a*) substance étudiée par plusieurs auteurs [RIEVEL et BEHRENS (1903) et plus récemment TEICHMANN (1911)] ; cette substance selon ERDMANN (1910) exercerait une action nocive sur les cellules épithéliales intestinales des animaux inoculés.

Ainsi, il n'y a pas de capsule polaire dans la spore des Sarcosporidies. La striation du segment anténucléaire est, comme nous l'avons vu, purement cuticulaire et la prétendue dévagination du « filament spiral » décrite par certains auteurs est due sans aucun doute à un simple artefact de préparation comme je l'ai déjà dit.

Cependant, il ne faudrait pas perdre de vue la considération suivante : si le rôle toxique très particulier, le rôle pour ainsi dire « desquamant » (déterminant la chute de l'épithélium intestinal de l'hôte) attribué par ERDMANN aux grains de zymine étant démontré, leur ensemble jouerait fonctionnellement dans l'infestation, un *rôle analogue* à celui de la capsule polaire des spores des Cnidosporidies. Ainsi on serait amené à la formule *: la spore des Sarcosporidies est fonctionnellement* (au point de vue *évolutif*) *comparable à celle des Myxosporidies, elle ne l'est pas morphologiquement*, formule, qui est juste inverse de celle à laquelle étaient arrivés LAVERAN et MESNIL : « Si la spore des Sarcosporidies est morphologiquement comparable à celle des Myxosporidies, elle ne l'est pas physiologiquement » (il est vrai que dans la seconde moitié de la phrase, ces auteurs visaient surtout la fragilité, le peu de résistance que présentent les spores des Sarcosporidies vis-à-vis des agents extérieurs). Quant à la morphologie comparée, on sait à quoi s'en tenir à ce sujet depuis que l'absence de capsule polaire dans les spores des Sarcosporidies ne fait plus aucun doute.

Après cette digression qui nous a permis d'envisager la spore au point de vue global de sa signification dans l'évolution des Sarcosporidies et de comprendre en même temps comment la fonction sécrétrice, glandulaire pouvait être au service de cette même espèce cellulaire sans

être sacrifiée au profit d'un autre ensemble cellulaire (c'est-à-dire d'un *tissu* comme cela se passe quand il s'agit des cellules glandulaires chez les Métazoaires), revenons à l'acte sécréteur de la spore en nous posant cette importante question : quelle est l'ORIGINE des grains *sphériques* dits *métachromatiques* (grains de *prozymogène* et de *zymogène*) ? — *Ces grains tirent leur origine du noyau et plus particulièrement du caryosome.* En effet, on voit ce dernier passer de sa position périphérique à la position franchement extranucléaire et s'éloigner de plus en plus du noyau (pl. IX, fig. 16 à 18), dans lequel on voit apparaître un nouveau caryosome ; celui-ci se constitue par fusion de plusieurs grains de chromatine qui, en même temps, s'imprégnent de plastine. Le caryosome arrivé dans le cytoplasma subit quelques modifications, en particulier il se gonfle en s'hydratant et devient moins sidérophile.

Quelle interprétation doit-on donner de ce processus ?

Les nombreuses recherches effectuées sur les Protistes ces dernières années ont enrichi la cytologie générale d'un certain nombre d'acquisitions importantes. Cependant, certaines des généralisations proposées paraissent à l'heure actuelle insuffisamment démontrées et le nombre de leurs partisans va en diminuant tous les jours. Il en est ainsi pour la *théorie du dualisme nucléaire* et pour celle de *dualité chromatique.* La théorie des *chromidies* qui a eu son heure de célébrité commence à avoir une application de plus en plus restreinte. Je rappelle en passant qu'on a distingué deux sortes de chromidies : les *idiochromidies* qui représenteraient le substratum de l'*hérédité* et les *trophochromidies* qui n'interviendraient que dans les phénomènes de *nutrition.* La réalité des idiochromidies est plus que douteuse : je crois qu'elles n'existent point. Quant aux trophochromidies il ne faut pas y voir quelque chose de tout à fait spécial aux Protistes. Le sort des trophochromidies peut être très variable ; à des différents stades de l'évolution, dans certaines conditions naturelles ou expérimentales, il y a émission, rejet de substances nucléaires dans le cytoplasma, rejet *en bloc.* Les grains sphériques de la spore des Sarcosporidies peuvent être rapportés à la catégorie des trophochromidies, mais il ne faudrait pas croire que les trophochromidies de ce genre n'aient pas été observées chez les Métazoaires ; on peut même se demander s'il est vraiment besoin de donner un terme spécial à ces émissions nucléaires et si on ne devrait pas plutôt leur appliquer le nom de *pyrénosomes* proposé par VIGIER 1901 (*parasomes* de HENNEGUY, 1896).

En effet la formation de ces grains sphériques rappelle point par

point *la formation des grains de sécrétion dans une cellule glandulaire des Métazoaires* où la participation du noyau et plus particulièrement des nucléoles dans la constitution des substances sécrétées a été soutenue par de nombreux auteurs. Il me semble que toutes les trophochromidies des Protistes peuvent être comparées à ce qui se passe dans les phénomènes sécrétoires chez les Métazoaires et qu'il n'y a pas lieu de désigner par un nom particulier un processus qui était déjà connu longtemps auparavant.

Je ne passerai pas ici en revue les nombreuses observations des divers auteurs démontrant que le noyau contribue pour une part importante à l'élaboration de la substance de sécrétion dans les éléments glandulaires des Métazoaires. Je me bornerai à rappeler les observations particulièrement nettes de VIGIER (**1901**) sur les cellules de l'hépatopancréas de l'Ecrevisse. Voici comment cet auteur décrit le processus : « ... quand le nucléole a acquis un certain développement, il perd sa forme sphérique ; il se met en rapport avec la membrane nucléaire par un prolongement qui lui donne l'aspect d'une massue : il devient claviforme. Au point de contact de ce col plus ou moins large avec la membrane, celle-ci se déprime légèrement ou même s'invagine, de telle sorte que le noyau paraît ombiliqué, vu de profil il est réniforme. Le nucléole s'applique à la face interne de la membrane ; il redevient alors sphérique ou hémisphérique. Puis il émigre dans le cytoplasme, non en repoussant la périphérie du noyau en une sorte de bourgeon, qui se détachera par étranglement, comme on en a décrit des exemples, mais bien plutôt par le fait d'une réflexion de la membrane derrière lui. On le voit faire saillie au dehors sous la forme d'une perle réfringente, sertie dans une cupule de la membrane. Finalement il est mis en liberté dans le cytoplasme, vis-à-vis d'une dépression de la membrane, et il constitue un pyrénosome. Aussitôt, il se gonfle et devient moins réfringent et moins colorable ». Cette description est accompagnée des figures très claires et très démonstratives. Dans le cas de la spore des Sarcosporidies, l'absence (ou une très faible épaisseur) de la membrane nucléaire facilite le passage du caryosome dans le cytoplasme ; quant aux autres phases du processus, elles sont exactement comparables à celles décrites par VIGIER.

En définitive, voici comment on doit se représenter la spore des Sarcosporidies si l'on veut envisager son activité sécrétoire : par osmose à travers la mince cuticule de la spore pénètrent dans son cytoplasme du *glycogène* des muscles et des *matières protéiques* de la lymphe ; ces subs-

tances arrivent au noyau où elles sont *assimilées* et deviennent de la *chromatine* et de la *plastine* ; le mélange intime de ces substances (ou *pyrénine* si l'on veut) est employé pour constituer un *caryosome* ; celui-ci est rejeté hors du noyau dans le cytoplasme où il s'hydrate et constitue les grains de *prozymogène* (grains sphériques du segment moyen) ; cette substance subit quelques modifications de la part du cytoplasme et forme des boules de *zymogène* (boules ou sphérules sidérophiles du segment anténucléaire) ; le zymogène donnera, dans certaines conditions déterminées, le produit définitif ou *zymase* (*sarcocystine* de Laveran et Mesnil).

c.) Involution de la spore.

Si nous connaissons assez mal l'évolution de la spore, son involution peut être par contre facilement suivie. Cette involution s'effectue dans le sens centripète. En effet, si, dans une coupe on considère les spores en allant de la périphérie vers le centre, on verra que les grains sidérophiles du segment moyen (grains de *zymogène* ou plus exactement de *prozymogène*) sont d'abord très abondants, et que le segment anténucléaire est très sidérophile ; ensuite les grains du segment moyen disparaissent petit à petit de même que la sidérophilie de la portion anténucléaire (pl. IX, fig. 28 à 30). Les segments anténucléaire et moyen se colorent d'une façon intense mais diffuse par l'éosine. La courbure de la spore devient moins accentuée ; la largeur de la spore augmente. La spore dégénère et à la fin de ce processus d'*autolyse*, une masse granuleuse sans forme définie seule représente tout ce qui reste de la spore.

Ce processus se passe dans tous les kystes un peu âgés et de nombreuses chambres (sauf celles qui se trouvent tout à fait à la périphérie) ne renferment que cette substance granuleuse — le résidu obtenu à la suite du phénomène de la *dégénérescence physiologique* des spores. Mais bientôt après, ces restes granuleux disparaissent eux aussi et les chambres deviennent complètement vides.

Fiebiger (**1910**) donne quelques détails sur le processus d'autolyse des spores dans le chapitre intitulé « *Das Zugrundegehen der Sichelkörper* » : « Das Verschwinden ist meist ziemlick plötzliches ; neben strotzend gefüllten Kammern finden sich schon leere. Der Zerfall des Sichelkörperchens scheint in der Regel von dem einen Ende auszugehen (fig. 3 *g*). Das Ende bröckelt sich in Form von Körnchen ab, der Inhalt verblasst, am längsten hält sich ein grobmaschiges Gerüst. Kleine, mit Eosin sich

färbende Scheibchen, welche sich vielfach noch finden, dürften der Rest der Sporen sein ». D'après cet auteur le phénomène de dégénérescence des spores s'observerait aussi à la périphérie du kyste, au milieu des spores en plein épanouissement.

Ce processus d'autolyse, peut-on l'expliquer en supposant que les propriétés protéolytiques de la *zymase* (ou *sarcocystine*) se dirigent finalement contre la spore elle-même ? La spore serait digérée à l'aide de sa propre diastase. Mais comment expliquer que cette action digestive ne s'exerce qu'à partir d'un certain moment, sur les spores âgées seulement ? Ces spores âgées sont-elles affaiblies et *commencent-elles à « dégénérer »* au moment où la diastase agit d'une façon destructive sur elles ? Mais alors le rôle de la diastase dans le phénomène de la dégénérescence de la spore n'est que secondaire : la diastase dissout la spore morte ou très affaiblie, malade. On peut aussi supposer que la constitution du ferment définitif n'a lieu que longtemps après la différenciation de la spore ; si alors cette dernière est mise en contact avec les cellules intestinales d'un nouvel hôte, ses réserves en zymogène sont déchargées, le zymogène dans le milieu acide devient zymase et exerce son action « desquamante » sur les cellules épithéliales de l'intestin ; si la spore reste toujours au milieu du kyste intramusculaire et que cependant elle a atteint ce degré de maturité où le produit de sécrétion va être rejeté hors de la spore (1), la spore sera autolysée. Ici comme dans la plupart des questions de physiologie, il est difficile de saisir le mécanisme intime du phénomène.

Quoi qu'il en soit, il faut se rappeler que les cas de *dégénérescence physiologique* aboutissant à la *mort naturelle*, sont loin d'être chez les Protistes exceptionnels comme on l'avait cru il y a quelques années. Je me bornerai ici à désigner à ce sujet les observations de R. HERTWIG (1904) sur la dégénérescence physiologique chez l'*Actinosphærium Eichorni*, celles de DOBELL (1907 et 1909) sur la dégénérescence physiologique chez les Opalines et chez l'*Entamœba ranarum*.

(1) Le rejet de boules sidérophiles doit se faire par le pôle anténucléaire ; je ne crois pas que les fentes latérales dans la cuticule au segment moyen que j'ai signalées plus haut (pl. IX, fig. 24 à 26) puissent servir à la sortie de ces boules ; en effet dans le segment moyen les grains sphériques (*prozymogène*) représentent un stade encore éloigné de l'état de produit définitif. Du reste c'est au pôle anténucléaire que la turgescence doit se faire sentir le plus, étant donné le sens de progression des matériaux sécrétés (noyau → segment moyen → segment anténucléaire). Le rostre joue probablement un rôle d'organe de tact commandant en quelque sorte la décharge de l'élément glandulaire qu'est la spore ; peut-être jouit-il d'un chimiotactisme particulier vis-à-vis des cellules intestinales.

VII. — Quelques présomptions sur le cycle évolutif des Sarcosporidies

Comme les recherches récentes de NEGRI et celles d'ERDMANN tendent à le montrer, le développement du « kyste » des Sarcosporidies doit être assez simple ; le stade du pansporoblaste est absent et les sporoblastes, après un nombre de bipartitions indéterminé se transforment directement en spores. Si l'on y ajoute cette nouvelle donnée que l'enveloppe du kyste et les travées qui cloisonnent ce dernier (ces travées qui ont été considérées comme persistance des limites entre les « pansporoblastes » imaginaires) sont élaborées par l'hôte et par conséquent ne se rapportent pas directement à l'évolution du parasite lui-même, on voit que le développement de celui-ci est effectivement fort simple.

Ainsi on peut reconstituer l'évolution de la Sarcosporidie à partir de la spore de la manière suivante : la spore arrivée dans le milieu intestinal (1) touche sous l'influence de brassage péristaltique (ou peut-être par les *mouvements propres* qui ont été signalés par certains auteurs) aux cellules intestinales ; la décharge des grains de sarcocystine se produit (1) ; grâce à l'action toxique spécifique de cette substance les cellules épithéliales de l'intestin se desquament ; le reste de la spore (« *amœbula* » ou *germe* proprement dit) pénètre dant la profondeur des culs-de-sac glandulaires et finit par arriver dans les espaces lymphatiques. Par l'appareil circulatoire le germe arrive jusqu'aux muscles, où il s'arrête en pénétrant dans une fibre musculaire ; là le germe s'arrondit, perd complètement son amiboïsme et commence à se diviser, ou plus exactement c'est seulement son noyau qui se divise plusieurs fois de suite, de cette façon il y a d'abord un stade plasmodial, mais à un certain moment les limites cellulaires deviennent bien marquées ; alors nous avons une sorte de tissu plein, constitué par des cellules indifférenciées, polygonales par pression réciproque. Dès que les cloisons cellulaires se sont différenciées on peut donner le nom de *sporoblastes* à ces éléments ; ils continuent à se multiplier par bipartitions successives (nous savons du reste que même après la différenciation en spores falciformes, il y aura encore quelques divisions

(1) L'existence d'un stade intestinal est surtout rendue très plausible et même nécessaire par les expériences de NÈGRE (**1907**). Cet auteur a réussi à infester les Souris saines en les faisant ingérer des crottes des Souris ayant mangé des muscles sarcosporidiés ; ce pouvoir infestant durerait du 15e au 50-60e jour après l'ingestion du muscle sarcosporidié. Selon NÈGRE la proportion des Souris infectées dans l'infection par ingestion des crottes est la même que dans le cas d'ingestion de muscles (58 à 60 p. 100).

(1) On peut aussi supposer qu'un certain nombre de spores dégénèrent et provoquent ainsi par la mise en liberté de la sarcocystine une chute de l'épithélium intestinal sur une certaine étendue ; alors d'autres spores plus favorisées par le sort pourront passer à travers la brèche ainsi produite.

longitudinales). Quand cet ensemble de cellules a acquis une certaine taille, plus ou moins considérable (suivant l'hôte ; se rappeler à ce sujet l'observation de NEGRI **1908**, la Sarcosporidie de la Souris dans l'organisme du Cobaye ne présente de travées à aucun moment de l'évolution), la fibre musculaire sous l'influence d'excitation toujours croissante commence à réagir et d'une part différencie à la périphérie du parasite, suivant la zone de contact, une membrane de nature élastique, d'autre part pénètre à l'intérieur de la masse parasitaire en la cloisonnant par de nombreux tractus élastiques. Les sporoblastes (= cellules sphériques ou polygonales par pression réciproque, indifférenciées) continuent à se multiplier à la périphérie du « kyste », tandis que les sporoblastes les plus anciens, situés plus à l'intérieur du kyste, se transforment en spores par un processus bien simple : le noyau forme par les rejets répétés du caryosome les grains sphériques (prozymogène) du segment moyen ; ces grains sphériques repoussés dans le segment anténucléaire de la spore donnent des boules sidérophiles (zymogène) ; la forme extérieure change, l'élément de polygonal devient falciforme, en même temps que la pellicule devient plus ferme ce qui détermine les contours relativement rigides de la spore.

Nous venons de reconstituer l'évolution sporogonique des Sarcosporidies dans ses grandes lignes. Quant aux processus sexuels, j'accepte très facilement qu'ils n'existent propablement pas, à moins qu'ils n'aient lieu pendant le stade *amœbula* (*autogamie* dans l'amœbula ou bien *hétérogamie* entre deux amœbula). Pour moi, la partie essentielle de l'acte sexué étant le rétablissement du rapport caryocytoplasmique normal (*Kernplasmarelation* de R. HERTWIG), dans un élément à fonction glandulaire si prononcée l'équilibre entre le noyau et le cytoplasme est atteint par les sorties successives de caryosomes et il n'y a aucun besoin d'un autre processus autorégulateur : les manifestations de sexualité peuvent être supprimées (1).

MINCHIN a proposé de distinguer sous le nom de *gymnospores* les spores (= *schizozoïtes* ?) nues douées de mouvements (ces gymnospores serviraient à la multiplication *endogène* du parasite dans un hôte donné), tandis que des spores possédant une cuticule assez ferme, les *chlamy-*

(1) Toutes les discussions sur la sexualité chez les Myxosporidies tiennent en partie à ce que les auteurs se font des conceptions différentes de « l'acte sexuel ». On sait que chez les végétaux inférieurs, en particulier chez les Champignons, l'autogamie, qui est très répandue dans ce groupe, a complètement modifié nos idées sur la sexualité, et là aussi on a beaucoup discuté, tout comme pour les Myxosporidies, sur le moment de la « fécondation » ou d'une façon plus générale de l'acte sexué (*fécondation Dangeardienne* et *fécondation Harperienne*).

dospores, assureraient la propagation du parasite dans d'autres individus hôtes. Doflein (1911) fait remarquer que cette opinion est tout à fait hypothétique, car, jusqu'ici, dans une espèce donnée de Sarcosporidies on n'a trouvé qu'une seule de ces deux sortes de spores (tantôt des chlamydospores, tantôt des gymnospores). Et cependant on doit se demander avec Minchin s'il n'existe pas, à côté de cette évolution que nous venons de résumer plus haut et qui a l'allure d'une évolution sporogonique, un autre mode de multiplication plus spécialement destiné à permettre au parasite de pulluler sur place, dans le même hôte, s'il n'y a pas, en un mot, une reproduction *endogène*, comme on disait, il y a quelque temps, c'est-à-dire une évolution *schizogonique*. J'ai déjà exposé dans ces « Archives » (1912) les nombreuses raisons qui plaident en faveur de ce que la formation parasitaire connue depuis Chatton (1910) sous le nom de « *kyste de Gilruth* » représente l'*évolution schizogonique* du kyste des Sarcosporidies à spores en banane. C'est, en somme, là qu'il faudrait voir la réalisation des présomptions de Minchin sur l'existence de deux sortes de spores d'inégale résistance : *chlamydospores*, ce sont les « *spores* » *en banane*, *gymnospores* ce sont les *germes* de Gilruth (= schizozoïtes).

Kyste de Gilruth. Comme je l'ai déjà montré (1912) le « kyste de Gilruth » qui serait d'après Chatton (1910) découvert par Gilruth en 1910, avait été en réalité très bien décrit avant cette date par Moussu et Marotel (1902) chez le même hôte (dans le Mouton). Le même parasite ou un parasite très analogue avait été aussi décrit dans la muqueuse de l'intestin grêle du Cheval par Max Flesch (1883 et 1884) qui lui avait donné le nom de *Globidium Leuckarti*. *Globidium Leuckarti* Flesch 1883, *Coccidium Faurei* Moussu et Marotel 1902, *Gastrocystis Gilruthi* Chatton 1910, ces trois noms se rapportent au même parasite, dont l'autonomie du reste est, comme nous allons voir, fort suspecte, et il est bien possible que tous ces noms doivent tomber en synonymie avec *Sarcocystis miescheriana* (Kühn 1865) (*Synchytrium miescherianum* Kühn 1865; le genre *Sarcocystis* Ray Lankester 1882 a la priorité sur *Globidium* M. Flesch 1883, et à plus forte raison sur *Gastrocystis* Chatton 1910).

Il résulte du travail très documenté de Moussu et Marotel (1902) que ces formations parasitaires avaient été observées en 1903 chez les Bœufs par Smith (1903), et chez les Moutons par Maske (1903). Il m'a été impossible de consulter les mémoires originaux de ces deux auteurs, parus dans des publications très spéciales, mais je ne crois pas inutile de rapporter textuellement ce qu'en disent Moussu et Marotel, ceci nous

facilitera les discussions sur les affinités systématiques des Sarcosporidies ; en effet nous verrons que l'idée de rapprochement entre les Sarcosporidies et les Coccidies-Grégarines était apparue à plusieurs observateurs qui avaient l'occasion d'étudier le kyste de Gilruth (M. FLESCH, SMITH, MASKE, MOUSSU et MAROTEL).

« Dans une note parue en 1893, SMITH rapporte avoir observé sur la muqueuse de l'intestin grêle de Bœufs ayant succombé à la fièvre de Texas de petits corps blancs, sphériques, à peine visibles à l'œil nu. Il s'agissait de kystes du diamètre de 300 à 400 μ et qui renfermaient à leur intérieur des formations rappelant, par leur aspect, les fleurs de tournesol (*Hetianthus annuus*). Leur partie centrale était granuleuse et de la périphérie de ces masses globuleuses se détachaient des corpuscules en croissant longs de 10 à 12 μ. Ces croissants se séparaient de la sphère et qui plus est, en les examinant dans la solution salée physiologique, il les a vus s'incurver de façon variable, en U, le plus souvent, puis, au bout d'une ou deux minutes, se détendre brusquement en même temps qu'ils étaient projetés à une distance quelquefois égale au double de leur longueur... SMITH a déjà rapproché ces figures des kystes essaimants dont l'existence venait d'être démontrée, en Allemagne, pour les Coccidies des Souris et des Lapins. C'est encore probablement de parasites semblables qu'il s'agit dans une note publiée la même année par MASKE. Sur 70 % des Moutons examinés par lui, l'auteur a trouvé dans l'estomac de petits nodules siégeant dans l'épaisseur de la muqueuse et qui de la taille d'une tête d'épingle proéminaient à la surface. Au premier abord, il avait cru avoir affaire aux lésions dues à *Strongylus convolutus* et *Str. vicarius* (*Str. Ostertagi*) ; mais un examen plus approfondi montra qu'il s'agissait de Sporozoaires considérés par lui comme étant des Grégarines ». (MOUSSU et MAROTEL **1902**, p. 94.)

De cette citation, pour le moment, on retiendra surtout, *la mobilité des germes du kyste de Gilruth* (ces germes avaient la forme *en croissant !*) observée par SMITH : ceci est à rapprocher de la constatation faite par plusieurs auteurs, que les spores (ou plutôt *certaines* spores) des Sarcosporidies présentent des mouvements propres.

Comme je l'ai déjà dit, il est fort probable que le kyste de Gilruth représente l'évolution schizogonique de la Sarcosporidie parasitant les fibres musculaires. Cela découle surtout des recherches de MOUSSU et MAROTEL (**1902**) ; en effet, ces auteurs ont observé d'une part l'évolution suivante : le premier stade est représenté par un parasite uninucléé situé

à l'intérieur d'une cellule du cul-de-sac glandulaire, ensuite on a le stade plasmodial (naturellement multinucléé) placé dans le chorion muqueux, à ce stade succède un stade à éléments polygonaux, chaque élément polygonal donnant un élément falciforme en forme de navicelle ; ces éléments fusiformes rappellent beaucoup, comme le disent Moussu et Marotel, les spores des Sarcosporidies. Dans d'autres formations kystiques se trouvant à côté des précédentes, ces auteurs ont observé une évolution différente qui aboutissait à des « formes à couronnes nucléaires » ; dans ces îlots plasmodiaux, avec des noyaux se trouvant à la périphérie (comme les cellules d'une blastula) on reconnaît facilement ce que Chatton (**1910**) plus tard a désigné sous le nom de *blastophores ;* ces blastophores donnent naissance à des *schizozoïtes* (que Moussu et Marotel avaient pris pour des microgamètes) suivant le processus étudié en détail par Chatton. Moussu et Marotel croyaient qu'ils avaient affaire à une Coccidie. Chatton après avoir envisagé la possibilité de relations étroites entre le kyste de Gilruth et la Sarcosporidie du Mouton, incline plutôt à considérer le kyste de Gilruth comme un Sporozoaire autonome appartenant au groupe des Coccidies-Grégarines.

Si la présomption que le kyste de Gilruth représente la schizogonie de la Sarcosporidie du Mouton correspond à la réalité, alors le cycle évolutif complet de cette Sarcosporidie serait facile à établir ; à ce que nous avons dit de la sporogonie on devrait ajouter ceci : la spore en banane arrivée dans la caillette au contact des cellules épithéliales expulse le produit de sécrétion définitif (zymase ou sarcocystine) qui provoque la chute de l'épithélium intestinal (1) ; le parasite (*amœbula*) s'arrête dans une cellule glandulaire (ou dans un lymphocyte, voir plus loin, *Lymphocystis macropodis* Gilruth et Bull), s'arrondit, s'accroît, multiplie ses noyaux ; pendant son accroissement, il est repoussé dans le charion où il arrive toujours renfermé dans la cellule parasitée hypertrophiée (*cellule pariétale* de Chatton) ; puis le kyste de Gilruth évolue suivant le mode indiqué par Moussu et Marotel et dont les détails cytologiques nous sont connus grâce à des observations de Chatton (**1910**). Peut-être y a-t-il une multiplication plasmotomique de petits plasmodes, ou même des bipartitions à l'état uninucléé. Pour effectuer la sporogonie le schizozoïte expulsé du kyste de Gilruth va émigrer par des métastases dans le tissu musculaire des organes les plus divers. Dans certains cas, la sporogonie pourrait

(1) Ceci n'est pas du reste indispensable dans l'évolution schizogonique, car il pourrait y avoir un stade intraépithélial proprement dit.

s'effectuer à côté de kystes schizogoniques (cas de Moussu et Marotel qui ont observé des kystes à navicelles *à côté* des kystes à schizozoïtes).

Un certain nombre de formations parasitaires analogues au kyste de Gilruth ont été étudiées récemment par Gilruth et Bull (1912) dans un travail qui ne m'est pas parvenu, mais dont je dirai quelques mots d'après l'analyse qui en a été faite par Chatton dans le *Bulletin de l'Institut Pasteur* (1912). Dans un parasite désigné par Gilruth et Bull *Sarcocystis macropodis*, les germes formés aux dépens de blastophores mesurent 12 μ sur 4 μ et sont très semblables aux spores des Sarcosporidies (!). Chez le Kangourou ces auteurs ont observé à la fois des kystes de grosse taille et de petits kystes ; les premiers représenteraient un parasite des cellules épithéliales (*Ileocystis macropodis* Gilruth et Bull), les seconds — un parasite des leucocytes mononucléaires (*Lymphocystis macropodis* Gilruth et Bull) (1).

Je ne voudrais pas allonger outre mesure ce chapitre qui renferme, j'en conviens, plus de présomptions que de faits bien établis. Cependant avant de terminer je crois nécessaire de rappeler les assertions de Crawley (1911) d'après lesquelles les spores de *Sarcocystis Rileyi* Stiles seraient binucléées ; comme nous l'avons déjà vu, ce que cet auteur désigne sous le nom de « second noyau » de la spore, représente en réalité une masse compacte de substance d'origine nucléaire, il est vrai, mais ayant la signification d'une substance de sécrétion, absolument analogue à l'ensemble de grains sphériques de la spore de la Sarcosporidie du Mouton. Et alors on est amené à comparer cette disposition avec ce que Chatton (1910) a observé dans les germes de son « *Gastrocystis Gilruthi* » ; Chatton décrit le ou les *corpuscules paranucléaires* de la façon suivante : « Par le Mann il est teinté en rose brillant. Souvent autour de lui se trouvent d'autres grains, d'affinités colorantes identiques et quelquefois de taille égale à la sienne. Ils s'en distinguent néanmoins par l'absence d'auréole claire autour d'eux. Le nombre de ces grains est quelquefois assez élevé, et dans ce cas ils sont de taille et de situation inconstantes, par rapport au grain principal. Mais le plus souvent, surtout dans les germes bien

(1) Gilruth et Bull n'ont pas observé de germes mûrs d'*Ileocystis macropodis ;* il me semble possible que *Lymphocystis macropodis* et *Ileocystis macropodis* se rapportent à un seul parasite. D'une façon générale cette répartition de ces formes parasitaires entre trois genres différents doit être considérée comme anticipée ; qu'on se rappelle le sort de genres *Miescheria* et *Balbiania* de Blanchard, qui avaient été, eux aussi, basés principalement sur l'*habitat* du parasite (et sur la constitution de sa cuticule). Du reste d'après Chatton les deux *Ileocystis* (*Ileocystis macropodis* et *I. wombati*) doivent rentrer dans le genre *Gastrocystis* Chatton, tandis que « *Sarcocystis macropodis* est aussi un *Gastrocystis*, mais à blastophores indépendants les uns des autres, ce qui en fera le type d'un nouveau genre : *Haplogastrocystis* ». (Chatton, 1912.)

mûrs, il ne s'en trouve qu'un, deux ou trois qui sont avec le grain principal dans des rapports de taille et de situation toujours les mêmes ». Dans cette dernière phrase de Chatton on voit clairement une tendance à trouver une régularité et une constance dans la disposition où tout est variable : nombre, grosseur relative et situation, et à ce point de vue la fig. 3 de Chatton est très explicite ; Chatton donne le moyen de distinguer le « grain *principal* » (!) par la présence d'une auréole claire, mais je dois remarquer que celle-ci est probablement produite artificiellement et apparaît comme résultat de fixation. On voit que Chatton a été impressionné par la ressemblance de ce corpuscule sidérophile avec le kinétonucleus des Trypanosomides, et que, si seulement cet auteur était certain que ce corpuscule a une origine nucléaire, il aurait affirmé l'homologie de celui-ci avec le kinetonucleus des Binucléates. En acceptant cette manière de voir on aurait fait fausse route, et je me suis arrêté sur ce point pour n'y plus revenir : le ou plutôt *les* corpuscules sidérophiles du segment moyen des germes du kyste de Gilruth présentent *analogie* et *homologie* absolues avec les *grains sphériques du segment moyen de la spore en banane* du kyste à Sarcosporidies ; la ressemblance est surtout frappante si l'on considère le *Sarcocystis Rileyi* Stiles : là aussi, tout à fait comme dans les germes du kyste de Gilruth, on observe *un corpuscule fortement colorable* (parfois remplacé par un certain nombre de grains plus petits) *placé dans une vacuole* (Crawley, **1911** ; pl. XXXVI, fig. 2 à 12, plus particulièrement 4 à 9, où sont représentés les différents aspects de « chromatin body n° 2 »).

Ainsi nous voyons que, d'une part, Gilruth et Bull (**1912**) décrivent un « kyste de Gilruth » (« *Sarcocystis macropodis* » Gilruth et Bull) avec une évolution caractéristique pour le kyste de Gilruth (blastophores etc.), mais *dont les germes rappellent les spores des Sarcoporidies*, et que d'autre part Crawley (**1911**) décrit les spores d'une Sarcosporidie (*Sarcocystis Rileyi* Stiles) présentant la *structure des germes du kyste de Gilruth* (« *Gastrocystis Gilruthi* » Chatton). Cela revient à dire qu'on observe entre le kyste de Gilruth et le kyste à spores en banane des *intermédiaires*.

En tout cas, si même les recherches ultérieures démontrent que les kystes de Gilruth et les Sarcosporidies représentent des parasites autonomes sans aucun rapport génétique, ce chapitre ne deviendra nullement inutile étant données les ressemblances importantes dans la structure de ces formations parasitaires ; si elles sont reconnues parasites autonomes, elles seront considérées comme des *formes très affines*.

VIII. — A propos de la spécificité parasitaire des Sarcosporidies

Comme cela est arrivé presque pour tous les groupes de Protistes parasites, on décrivait une « nouvelle » espèce de Sarcosporidies toutes les fois qu'on en trouvait dans un hôte nouveau. Parfois (mais non toujours) on cherchait à justifier cette spécification à outrance par les différences morphologiques soit dans la forme du kyste, soit dans la structure ou plutôt les dimensions de la spore (1). Les caractères tirés de la forme extérieure du kyste doivent déjà *a priori* être rejetés : cette forme est fonction de la résistance qu'opposent les tissus environnants à l'expansion de la formation parasitaire.

D'autre part, il a été expérimentalement démontré que : 1°) une Sarcosporidie donnée peut très bien se développer dans plusieurs hôtes différents, 2°) les dimensions et même la forme des spores *varient suivant l'hôte* auquel ces spores sont inoculées.

Ainsi NEGRI (**1908**) ayant transmis au Cobaye la Sarcosporidie de la Souris a vu que non seulement les kystes dans ce nouvel hôte étaient de forme et de dimensions spéciales, mais que même *les spores avaient subi un changement*, notamment elles étaient devenues beaucoup plus petites. Quant aux modifications survenues dans l'ensemble kystique, elles sont très intéressantes, et nous allons comprendre dans un instant toute l'importance de ces modifications. La membrane d'enveloppe du kyste dans l'organisme du Cobaye était mince, peu différenciée et il n'y avait pas de cloisons délimitant les chambres à l'intérieur du kyste. Maintenant, nous savons qu'il s'agit là non pas de la cuticule du parasite, mais de la *réaction de l'hôte*. Rien d'étonnant que *cette réaction varie suivant l'hôte considéré*, tout s'explique très facilement. A ce sujet on doit se rappeler les observations de RIEVEL et BEHRENS (**1903**) : ces auteurs considèrent comme un caractère distinctif pour la Sarcosporidie du Lama l'épaisseur très variable (de 2 μ à 20 μ et souvent davantage) des travées qui délimitent les chambres ! On voit par là combien peuvent être mal choisis les caractères sur lesquels on se base pour faire de la spécification. Le caractère d'épaisseur de l'enveloppe du kyste et des travées-cloisons est « *spécifique* », si l'on veut, quand on envisage *un tissu donné*, dans *un*

(1) BLANCHARD a même fait une tentative d'établir dans les Sarcosporidies trois genres basés sur la *situation tissulaire* du parasite (dans les *muscles* ou dans le *tissu conjonctif*) et sur les caractères de son *enveloppe*. On a démontré depuis que ces deux critères ne valent rien étant donné que le même parasite pendant son évolution peut passer par les divers états caractérisant ces trois genres.

organe déterminé, chez *un hôte déterminé* lui aussi ; mais ce caractère n'est nullement spécifique si l'on considère le parasite, car, je le répète encore une fois, loin de faire partie du parasite, ces travées, de même que l'enveloppe du complexe kystique, appartiennent à l'hôte.

D'une manière générale les Sarcosporidies semblent être des parasites à *spécificité parasitaire nulle*. VON BETEGH et DORCICH (**1912**) dans un travail publié tout récemment rapportent qu'ils ont pu infecter avec la Sarcosporidie du Mouton la Souris, le Cobaye, la Poule et le Canard, et cette Sarcosporidie s'est très bien développée dans ces hôtes nouveaux.

Par conséquent il devient de plus en plus probable qu'on sera amené à fondre toutes les « espèces » décrites en une seule espèce *ubiquiste* ou en un très petit nombre d'espèces (deux ou trois). En laissant provisoirement de côté le *Sarcocystis Hueti* Blanchard dont les spores paraissent assez aberrantes quant à leur forme extérieure (1), on doit mettre en synonymie, comme je l'ai proposé (**1912** *a*) ailleurs, toutes ces « espèces » :

Sarcocystis miescheriana (Kühn) (*Synchytrium miescherianum* Kühn, 1865).

Sarcocystis Lindemanni (Rivolta) (*Gregarina Lindemanni* Rivolta, 1878).

Sarcocystis muris (Blanchard) (*Miescheria muris* Blanchard, 1885).

Sarcocystis tenella Raillet (*Sarcocystis tenella* + *Balbiania gigantea* part. Raillet, 1886).

Sarcocystis hirsuta Moulé (*Balbiania fusiformis* Raillet, 1897, *Sarcocystis Blanchardi* Doflein, 1901).

Sarcocystis Bertrami Doflein, 1901.

Sarcocystis platydactyli Bertram 1892.

Sarcocystis gracilis v. Rátz.

Sarcocystis Horvathi v. Rátz.

Sarcocystis Rileyi Stiles.

Le nom *Sarcocystis miescheriana* (Kühn, 1865) sera gardé comme ayant la priorité sur tous les autres.

On sait que les Sarcosporidies avaient été observées aussi chez l'Homme ; du reste, les cas sont peu nombreux et le parasite est généralement très localisé, par conséquent, il y a lieu de croire que les Sarcosporidies ne se trouvent dans l'Homme qu'à titre seulement de parasites *erratiques*. Quoiqu'il en soit on a décrit sept cas de parasitisme des Sarcosporidies

(1) Ces spores sont insuffisamment étudiées ; il est possible que leur structure interne rappelle celle des germes du kyste de Gilruth, du moins leur aspect extérieur fusiforme porte à le supposer. Nous savons qu'une Sarcosporidie typique (*Sarcocystis Rileyi* Stiles) se rapproche par sa structure des germes de « *Gastrocystis Gilruthi* » de CHATTON.

chez l'Homme (v. pour les détails : TEICHMANN **1911**, in « *Handbuch der pathogenen Protozoen* » de VON PROWAZEK). Le cas le plus anciennement observé est celui de LINDEMANN, mais ce cas est plutôt douteux en ce sens que la description de LINDEMANN ne permet pas d'affirmer qu'il s'agissait là vraiment des Sarcosporidies ; néanmoins « *Sarcocystis Lindemanni* » (*Gregarina Lindemanni* Rivolta 1878) figure dans les traités classiques tels que le traité de DOFLEIN (**1911**). Le cas le plus fréquemment cité est celui qui a été observé en **1894** par BARABAN et SAINT-REMY qui ont trouvé le parasite dans les cordes vocales d'un supplicié. Il est curieux de voir toutes les discussions au sujet de la détermination spécifique de cette Sarcosporidie ; selon l'opinion de BRAUN et celle de VUILLEMIN (cet auteur a observé un autre cas de Sarcosporidiose humaine, aussi à Nancy comme le cas de BARABAN et SAINT-REMY ; v. VUILLEMIN, **1902**), il s'agissait là de *Sarcocystis tenella*, tandis que d'après BLANCHARD, ce serait là *Sarcocystis muris* (*Miescheria muris* Blanchard, 1885) ; pour TEICHMANN (**1911**) cette opinion de BLANCHARD serait certainement erronée. Et cependant, quand on pense que toutes ces Sarcosporidies ne représentent qu'une seule espèce, combien toutes ces discussions paraissent superflues et dénuées de toute base solide !

Ainsi nous venons de voir que la *spécificité parasitaire* étroite des Sarcosporidies est très suspecte, et doit être en réalité *nulle* ou *presque nulle*.

Il faut rappeler que certains auteurs ont même mis en doute la NATURE PARASITAIRE des Sarcosporidies et s'étaient demandé s'il ne s'agissait là tout simplement de *productions pathologiques des tissus de* « *l'hôte* ». Ainsi, tout dernièrement FIEBIGER (**1910**) pose cette question ; ce qui lui paraît difficile à accorder avec la signification parasitaire que l'on attribue aux formations connues sous le nom de Sarcosporidies, ce sont les caractères suivants : au point de vue *évolutif*, la dégénérescence, la mort des parasites dans les kystes ; l'absence de ces parasites dans les animaux carnivores ; ensuite, au point de vue *morphologique* — l'absence de phénomènes sexuels dans la sporogonie ; les caractères bizarres de la « spore » qui ne possède pas de cuticule rigide et est capable de se diviser. De plus, FIEBIGER aurait observé des éléments tout pareils aux sporoblastes *en dehors du kyste* ; cet auteur dit dans son chapitre sur les sporoblastes : « Als besonders auffalend muss das Vorkommen ganz ähnlicher Gebilde, welche der Kapsel AUSSEN (fig. 1) aufsitzen, bezeichnet werden ». On doit supposer que c'étaient là les sporoblastes entraînés par le rasoir, ou bien que c'étaient en réalité des noyaux de l'hôte avec leur nucléole et non les spo-

roblastes avec leur noyau ; cette dernière confusion me paraît très plausible. Cependant FIEBIGER dans ses conclusions insiste de nouveau sur cette disposition : « Die Beobachtung des Vorkommens von Ubergangsformen, welche zu den fixen Gewebszellen zu führen scheinen, veranlasst uns die Frage der Parasitennatur überhaupt in Diskussion zu stellen ». Et de la citation que je vais faire nous verrons que si FIEBIGER n'ose pas nier formellement la nature parasitaire des Sarcosporidies et affirmer la signification pathologique de ces formations, il laisse néanmoins planer un doute sur cette nature. — « Wir verkennen nicht die Momente, welche von vorneherein die Gebilde als parasitische Protozoen erscheinen lasen ; ferner sind wir uns über das Fehlen pathologistch-anatomischer Analogien klar, da wir keinen pathologischen Prozess kennen, durch welchen die Gewebszellen veranlasst würden, charakteristisch und gleich geformte Gebilde in so kolossaler Anzahl zu erzeugen. Wir fühlen uns jedoch bezüglich der Protozoennatur zu zweifeln veranlasst durch die vielen Differenzen, welche zwischen diesen Gebilden und allen uns bekannten parasitischen Protozoen bestehen. Bei dieser Gelegenheit sei nochmall auf die eingangs erwähnte Ansicht älterer Autoren hingewiesen, welche allerdings zum Teil auf Grund einer unzureichenden Technik und zu einer Zeit, als unsere Kenntnisse auf dem Gebiete der Protozoenkunde noch gering waren, den parasitischen Charakter bestritten ».

C'est certainement aller trop loin. Reprenons point par point les considérations qui, selon FIEBIGER, s'opposent à la nature parasitaire des Sarcosporidies. 1°) L'involution des spores ne doit pas nous embarrasser : on connaît chez les Protistes maints exemples de *dégénérescence physiologique ;* la *mort naturelle* n'est pas un phénomène réservé aux Métazoaires ; 2°) l'absence (ou plus exactement *rareté*) de ces parasites chez les animaux carnivores doit s'expliquer probablement par une particularité du cycle évolutif, par quelques conditions spéciales de la dissémination des Sarcosporidies ; 3°) l'absence des phénomènes sexuels, si elle est réelle, n'a rien qui doive nous surprendre : une fois pour toutes nous devons accepter que, si les processus sexués accompagnent souvent un mode de multiplication (*sporogonie*), ceci n'est point une règle absolue ; le phénomène sexuel par lui-même ne constitue pas du tout un procédé de multiplication, le plus souvent, tout au contraire il conduit à une réduction (deux copulants se fusionnant en un seul individu) — c'est un *processus régulateur* qui *accompagne fréquemment* un mode de reproduction, mais qui peut être très bien remplacé par une autre régulation quelcon-

que (*autogamie, émission des chromidies*, etc.) ; dans le cas particulier qui nous intéresse, l'autorégulation paraît résulter de l'*expulsion répétée du caryosome*, expulsion ayant pour but la formation des grains de prozymogène ; 4°) l'absence d'une cuticule rigide chez les spores ne démontre absolument rien ; les spores des divers Protistes sont très inégalement protégées par les enveloppes et partant sont très inégalement résistantes ; il est impossible de préciser à partir de quel moment on a le droit de donner le nom de « *spore* » à un élément constitué au terme d'évolution, de forme constante et caractéristique et relativement rigide ; la faculté que possèdent les spores des Sarcosporidies de se multiplier par *division* résulte précisément de ce que leur enveloppe est peu rigide, et permet la division longitudinale de l'élément ; 5°) quant aux formes de transition entre les sporoblastes et les cellules tissulaires de l'hôte, je crois qu'il s'agit là d'une erreur d'interprétation : ou bien ces sporoblastes ont été entraînés par le rasoir pendant la confection des coupes ou bien Fiebiger a pris les noyaux de l'hôte pour des sporoblastes.

Fiebiger n'a pas envisagé le caractère glandulaire de la spore des Sarcosporidies ; s'il l'avait fait, il aurait pu indiquer que ce caractère ne s'accorde pas avec la signification parasitaire des Sarcosporidies. Nous savons, en effet, que la cellule glandulaire, c'est-à-dire une cellule où la fonction sécrétrice prime toutes les autres, ne se rencontre que chez les Métazoaires : la constitution pluricellulaire avec une division du travail est une condition nécessaire pour qu'un tel élément cellulaire se différencie ; le produit de sa sécrétion est utile à l'ensemble des cellules différenciées qui constitue le corps d'un Métazoaire. Mais cette difficulté n'est pas insurmontable pas plus que les précédentes ; elle n'est qu'apparente. Nous avons vu que l'acte de sécrétion qui se passe dans la spore des Sarcosporidies a son équivalent physiologique dans la capsule polaire des Cnidosporidies ; dans les deux cas (*capsule polaire* chez les Cnidosporidies, *sarcocystine* chez les Sarcosporidies), il s'agit d'un caractère d'*adaptation* au régime parasitaire, d'un moyen particulier de dissémination ; ce caractère adaptatif permet l'infection de nouvel hôte (ou la réinfection du même hôte et par conséquent l'expansion endogène du parasite) ; que dans le cas de la spore des Sarcosporidies cette adaptation parasitaire soit réalisée au moyen d'un processus sécrétoire hautement différencié et très bien caractérisé, ceci ne suffit pas pour mettre en doute la nature parasitaire des Sarcosporidies : ce sont là bien des Protistes qui, dans leur adaptation au parasitisme, par un phénomène de *convergence* très curieux, ont

réalisé, au moins pendant le stade de la *spore*, un type de structure qui est qualifié de *glandulaire* quand il s'agit des cellules des Métazoaires. La capsule polaire des Cnidosporidies rappelle beaucoup le cnidoblaste des Coelentérés, et il est évident que là aussi on ne peut parler que de la *ressemblance par convergence*.

IX. — Sur les affinités des Sarcosporidies et Conclusions

L'opinion classique, celle qui est généralement admise, est que les Sarcosporidies doivent être rapprochées des Myxo- et Microsporidies ; l'ensemble constitué par les *Myxosporidies*, *Microsporidies* et *Actinomyxidies* forme l'ordre des *Cnidosporidies* de Doflein. Les Sarcosporidies sont généralement réunies avec les Cnidosporidies et depuis Schaudinn, tout cet ensemble est désigné sous le nom de Néosporidies (*sous-classe* des Sporozoaires), groupe caractérisé par le fait que les spores commencent à se former sans que la croissance soit terminée. Ce groupe a été opposé par Schaudinn aux Coccidies-Grégarines qui, sous le nom de Télosporidies étaient précisément caractérisées par la formation des spores marquant la fin de la croissance et de l'évolution sporogonique.

Minchin (**1912**) à propos de la position systématique des Sarcosporidies dit dans son traité récent : « So far as it is possible to draw conclusions in the present state of knowledge, the Sarcosporidia would appear to be true Cnidosporidia, with spores which contain each a single polar capsule, and from which an amœbula is liberated, as in other Neosporidia (Amœbogeniæ) ». Doflein (**1911**) hésite à accepter les affirmations de certains auteurs sur l'existence d'une capsule polaire dans la spore des Sarcosporidies et il fait remarquer à ce sujet : « Im allgemeinen werden von den Autoren Sporen und Sporoblasten als einkernig bezeichnet. Das würde auch gegen das Vorhandensein von Polkapseln sprechen ». Après avoir exposé les données très contradictoires des auteurs (Rh. Erdmann, Teichmann) sur l'existence ou l'absence du filament spiral chez les Sarcosporidies, Doflein émet la supposition suivante : « Sollten nicht etwa die neueren Untersuchungen über Mikrosporidien und über Paramyxa den Schlüssel zu diesen Widersprüchen bieten, indem es sich in den Sarcosporidien auch um Cnidosporidien handelt, deren Fadenapparat in der Degeneration begriffen ist und daher bald mit grösserer, bald mit geringerer Deutlichkeit nachweisbar ist ? » (p. 917). On ne peut pas accepter cette manière de voir : *il n'existe dans la spore des Sarcosporidies*

pas même un rudiment de la capsule polaire, et ceci *à aucun moment de l'évolution de la spore*. C'est à une erreur d'observation qu'il faut attribuer les affirmations des divers auteurs sur l'existence d'un filament urticant, tantôt enroulé en spirale à l'intérieur de la spore, tantôt dévaginé (Pfeiffer, van Ecke, Laveran et Mesnil, von Ratz, Rh. Erdmann).

Les « faits » sur lesquels se basaient les auteurs pour rapprocher les Sarcosporidies des Cnidosporidies étaient : 1°) la présence dans la spore des Sarcosporidies d'une *capsule polaire ;* 2°) l'enveloppe striée du kyste (= « *cuticule* » appartenant au parasite) ; 3°) le stade de *pansporoblaste*, qui indiquait l'analogie dans le cycle évolutif des Sarcosporidies et celui des Cnidosporidies, de même que le *caractère néosporidien* de l'évolution (formation des spores mûres vers le centre du kyste, tandis que les « pansporoblastes » continuent à se multiplier à la périphérie du même kyste.) A tout ceci nous pouvons répondre : 1°) il n'y a point de capsule polaire dans la spore des Sarcosporidies ; 2°) la *cuticule* n'existe pas non plus ; ce qu'on envisageait comme cuticule représente la réaction de l'hôte, appartient à la *cellule-hôte* hypertrophiée (1) ; 3°) le stade de pansporoblaste n'existe pas chez les Sarcosporidies.

Cependant on est obligé de reconnaître certaines analogies dans la structure des spores des Sarcosporidies et des Cnidosporidies. Ainsi, malgré les caractères différentiels importants (absence de capsule polaire et de noyaux valvaires dans la spore des Sarcosporidies), *on notera quelques ressemblances*, notamment dans la *structure du noyau*, dans la présence d'une *vacuole iodophile*. Il est vrai que ce dernier détail (vacuole iodophile) est probablement dû à un *phénomène de convergence* s'expliquant entièrement par le *parasitisme*. L'analogie dans la structure du noyau peut être aussi fortuite ; il en serait autrement si l'on démontrait que la division nucléaire chez les Sarcosporidies est pareille à celle du noyau des Myxosporidies.

Comme Gläser (1912) l'a proposé, on pourrait envisager les noyaux de la spore des Myxosporidies (sauf naturellement les noyaux du germe), comme une sorte d'*épuration chromatique*. La même interprétation est valable pour la spore des Sarcosporidies : *les phénomènes de régulation caryo-cytoplasmique* (Kernplasmarelation de R. Hertwig) sont représen-

(1) Il est vrai que cela est probablement aussi le cas des Myxosporidies (v. plus haut au sujet des genres *Glugea* et *Myxocystis*, p. 528). Du reste je dois dire qu'on ne doit pas attribuer à la situation tissulaire de parasites beaucoup d'importance dans la recherche des affinités : le plus souvent des *phénomènes de convergence* dus au *parasitisme* interviennent ici.

tés ici par *les rejets successifs de caryosomes* qui se reforment dans le noyau pendant un certain temps. Considérées à ce point de vue global la spore des Myxosporidies et la spore des Sarcosporidies sont équivalentes (1).

Voyons d'autre part si la spore des Sarcosporidies présente quelque analogie avec les représentants du groupe Coccidies-Grégarines. — *La spore des Sarcosporidies est une Hémogrégarine qui, au lieu de se trouver à l'intérieur d'une hématie, est placée au sein d'une cellule musculaire.* J'ai déjà fait remarquer (**1912**) et je le répète encore : les analogies entre la spore des Sarcosporidies et les Hémogrégarines sont frappantes ; on les observe : 1° dans la *forme extérieure* (en croissant) ; 2° dans la *structure du noyau* ; 3° dans la présence et répartition de *grains métachromatiques ;* 4° dans la *striation* de l'extrémité anténucléaire (2).

Evidemment, quand on considérait l'ensemble du kyste des Sarcosporidies comme une formation entièrement parasitaire, il y avait dans cette comparaison une difficulté énorme : on devait comparer une petite partie extraite en quelque sorte de cet ensemble et faire abstraction de tout le reste. Mais cette difficulté n'existe plus depuis que nous savons que l'enveloppe du kyste et les trabécules qui s'en détachent et délimitent les loges appartiennent à l'hôte et non point au parasite lui-même. Dès lors un élément parasitaire pris dans ce complexus peut être comparé à une Hémogrégarine.

Cependant ce qui manque à la spore des Sarcosporidies pour que cette comparaison puisse être poussée plus loin, ce sont les phénomènes sexuels bien caractérisés. Un jour peut-être les trouvera-t-on chez les Sarcosporidies ; qu'on se rappelle que d'après Reichenow (**1910**) les stries du segment anténucléaire chez l'*Hæmogregarina Stepanovi* ne s'observent que dans les *microgamétocytes.*

Si les recherches ultérieures démontrent que *Gastrocystis* et *Sarcocystis* ne font qu'un, c'est-à-dire que le « kyste de Gilruth » représente un mode spécial de multiplication (multiplication *endogène* ou *schizogonie*) de la Sarcosporidie, on rapprochera sans hésiter les Sarcosporidies des Coccidies-Grégarines. En effet, comme l'a fait remarquer Chatton (**1910**), il y a des analogies profondes entre le mode de formation des germes aux dépens des blastophores dans le kyste de Gilruth et la formation des

(1) L'épuration nucléaire chez les Myxosporidies s'effectue à la suite de véritables divisions nucléaires, tandis que chez les Sarcosporidies son mécanisme est plus simple : l'épuration résulte purement et simplement du rejet de caryosomes. Il ne faut pas attribuer beaucoup d'importance à cela : c'est une différence de détail.

(2) Ce dernier caractère a été bien observé pour les Hémogrégarines par Reichenow (**1910**) ; v. ses figures se rapportant aux microgamétocytes d'*Hæmogregarina Stepanovi*, comparez les à ma fig. 7 de la pl. IX.

gymnospores chez *Porospora gigantea* du Homard (ces gymnospores représentent en réalité des groupes de *schizozoïtes* disposés radiairement autour de reliquats) étudiée par Léger et Duboscq (**1909**).

Si, au contraire, on démontre que les formations parasitaires connues sous le nom de kyste de Gilruth n'ont rien à voir avec le cycle évolutif des Sarcosporidies (genre *Sarcocystis*), on sera amené à envisager chez celles-ci la période de multiplication des éléments polygonaux (*sporoblastes*) comme l'*évolution schizogonique ;* cette série de divisions binaires serait comparable à la division multiple qui a lieu chez les Hémogrégarines (jusqu'à 24 individus-fils chez *Haemogregarina Stepanovi*) pendant la schizogonie. Après un certain nombre de divisions binaires commence la sporogonie ; à cet effet le noyau du sporoblaste rejette plusieurs fois son caryosome (ce phénomène ayant pour résultat le rétablissement du rapport caryo-cytoplasmique normal) ; dans cette évolution sporogonique le processus sexué est suppléé par les rejets du caryosome. La division binaire peut s'effectuer aussi pendant la période sporogonique de l'évolution (bipartition longitudinale des spores en banane complètement formées).

Que peut-on dire en manière de conclusion sur la position systématique et les affinités des Sarcosporidies ? Fort peu de choses certaines. Il faut attendre que leur cycle évolutif soit mieux connu et qu'on étudie mieux les détails cytologiques, la division nucléaire tout particulièrement.

Les caractères de la spore sont à vrai dire assez indécis : il y en a qui rapprochent les Sarcosporidies des Coccidies-Grégarines, il y en a d'autres qui les rapprochent au contraire des Cnidosporidies (1).

Les Sarcosporidies ont peut-être dans le groupe entier des Sporozoaires *sensu lato* la même signification que les Aggregatidæ dans le groupe des Coccidies-Grégarines : on sait que les *Aggregata* présentent certains caractères coccidiens et d'autres grégarinines et que leur place dans les Schizogrégarines peut être discutée. De même il est possible que les Sarcosporidies ne pourront pas être classées définitivement dans l'un des deux

(1) L'absence de capsule polaire ne suffit pas toujours pour séparer les Télosporidies des Cnidosporidies. Chatton (**1911**) l'a prouvé par la découverte de *Paramyxa paradoxa* qui est selon Chatton une « Cnidosporidie sans cnidoblaste » ; en effet l'évolution de ce Protiste rappelle entièrement celle des Cnidosporidies, tandis que la capsule polaire serait représentée seulement par un noyau qui dégénère, ainsi il n'y aurait ici qu'un rudiment de capsule polaire. D'autre part il ne faut pas attribuer une grande importance à la constitution cellulaire (parfois seulement nucléaire) de la paroi sporale : c'est un fait cytologique général que dans la formation des parois résistantes il y a souvent participation des matériaux nucléaires. Ainsi Cépède (**1911**) a montré que l'enveloppe sporale chez *Anurosporidium Pelseneeri* Caullery et Chappelier (une Haplosporidie ou « *Acnidosporidie* » suivant le terme proposé par Cépède) est nucléée. J'ai même observé la participation du noyau dans l'élaboration de la paroi kystique chez un *Tetramitus* (Flagellé). Par conséquent c'est là un caractère sur lequel on ne doit pas se baser quand on discute les affinités, il est trop général, et cependant son absence ne peut servir non plus pour tirer des conclusions, car *dans un même groupe ce caractère peut être présent chez quelques-uns de ses représentants et manquer chez d'autres.*

grands groupes de Sporozoaires *sensu lato* (Cnidosporidies et Télosporidies ou Sporozoaires *sensu stricto*).

S'il en est ainsi on ne pourra plus accepter les considérations suivantes de Léger et Duboscq (**1909**) sur la classification des Sporozoaires : « Les Néosporidies, telles qu'elles sont admises dans les livres classiques doivent disparaître. Les Nématocystides ou Cnidosporidies représentent à eux seuls une classe, nous dirions volontiers un embranchement du règne des Protistes. C'est un groupe aussi fermé, aussi homogène que le sont les Infusoires ciliés... Les Télosporidies resteront une classe à laquelle nous serions heureux de voir réserver le nom de Sporozoaires *sensu stricto* » (p. 220).

Comme nous venons de voir, il est possible que, malgré tout ce qu'il y a d'artificiel dans le groupe disparate des Sporozoaires *sensu lato*, ce groupe est parfaitement viable et sa validité est précisément prouvée par les Sarcosporidies, *groupe intermédiaire par ses caractères aux Télosporidies et aux Cnidosporidies.* Par les Haplosporidies les Sporozoaires *sensu lato* se rapprochent des Protophytes, comme le font remarquer Léger et Duboscq (**1909**). Je compte revenir ailleurs avec plus de détails sur la question de la systématique des Sporozoaires *sensu lato*.

X. — Résumé des données morphologiques sur la structure du kyste et de la spore

En guise de résumé je reproduirai textuellement ma note préliminaire (**1911**) intitulée « Sur la morphologie de la Sarcosporidie du Mouton (*Sarcocystis tenella* Raillet) ».

« Membrane d'enveloppe du kyste. — Cette enveloppe épaisse de 4 à 6 μ. se colore en rose par la méthode de Mann (1), et est surtout dense dans ses couches externe et interne, tandis que sa partie médiane est formée par des filaments intriqués. La zone externe et la zone moyenne se pénètrent intimement ; par contre, la zone interne est bien individualisée. C'est de cette couche interne que se détachent les cloisons qui vont diviser l'intérieur du kyste en un certain nombre de chambres ou *loges*. En me basant sur l'aspect et le mode d'agencement de ces cloisons (double contour, réfringence, ramifications, *grains*, *fibres*, *lames entières*), je les considère comme étant de nature *élastique*. *L'enveloppe du kyste*,

(1) La couche fibreuse située en dehors de cette enveloppe et les fibres conjonctives en général se colorent en bleu par le Mann.

de même que les tractus qui s'en détachent, ne doivent pas, pour moi, *être rapportés au parasite, mais représenteraient la réaction de l'hôte.* C'est le sarcoplasma de la fibre musculaire infectée qui aurait évolué dans le sens du tissu élastique sous l'influence de l'excitation due au parasite. La présence de quelques noyaux dégénérés tout contre la limite interne de l'enveloppe corrobore cette manière de voir.

« Pansporoblastes ». — Ce sont les éléments plus ou moins polyédriques par pression réciproque qui se trouvent dans les parties périphériques du kyste groupés par paquets. Ils présentent un noyau du type vésiculeux à caryosome franchement excentrique, qui est séparé par un halo claire du reste de la substance nucléaire finement granuleuse. Ce noyau est, comme nous allons le voir, en tous points comparable à celui des « spores ».

Structure de la « spore ». La « spore » est en forme de banane et, comme celle-ci, présente une extrémité obtuse et une autre amincie et terminée par une sorte de petit rostre. On peut distinguer dans la spore trois segments : 1° segment *nucléaire,* qui correspond à l'extrémité arrondie ; 2° segment *moyen,* renfermant des granules sphériques réfringents ; 3° segment *anténucléaire,* qui correspond à la région avoisinant le pôle aminci.

— 1° *Segment nucléaire.* Le *noyau* de la spore a été très diversement décrit par les auteurs. Voici quels sont, en quelques mots, les caractères de ce noyau ; il est volumineux, de forme ellipsoïdale, ne présente pas de membrane bien individualisée ; un caryosome très petit entouré d'une auréole claire est placé tout à fait à la périphérie et souvent *peut même se trouver en dehors de l'aire nucléaire ;* celle-ci est remplie de nombreux grains plus ou moins fins de chromatine pure répartis sur un réticulum lininien peu net. Ces grains sont moins sidérophiles que le caryosome, qui, étant formé par un mélange intime de chromatine et de plastine, se colore en rose brillant par le Mann, tandis que les autres grains chromatiques prennent avec cette méthode une teinte bleu foncé (1).

2° *Segment moyen.* Ce segment est surtout caractérisé par la présence de grains sphériques qui, réfringents *in vivo,* sont très chromatophiles (et en particulier sidérophiles). Ces grains ne m'ont pas présenté de méta-

(1) Ce type de noyau est assez répandu chez les Protistes. Cette structure rappelle, en particulier, celle du noyau des Myxosporidies (par exemple, *Myxobolus Pfeifferi* bien étudié par Keysselitz (1908). Certains auteurs donnent le nom de *centrosome* au caryosome qui paraît être plus ou moins indépendant du reste du noyau ; von Ratz (1910) le compare en outre au *blépharoplaste* ou au *Nebenkern.* Pour moi, cette position particulière s'explique par les phénomènes de sécrétion dont le noyau et le protoplasma sont le siège.

chromasie nette après la coloration au bleu polychrome d'Unna. Ils ne peuvent être que des matériaux de réserve ou des grains de zymogène ; cette dernière interprétation est de beaucoup préférable. Le caryosome est employé à la formation de ces grains.

3° *Segment anténucléaire.* Il présente parfois sur le vivant une fine striation ; les stries sont obliques, mais tendent à se rapprocher de la normale à l'axe de la spore. *Ces stries sont purement cuticulaires.* Ce segment est très sidérophile ; on peut observer que la laque ferrique ne le couvre pas d'une façon diffuse, mais n'y colore que des sphérules plus ou moins nombreuses, tassées les unes contre les autres, parfois même confluentes. Le protoplasma dans lequel se trouvent ces sphérules présente plutôt des affinités pour les colorants acides tels que l'éosine, l'orange ; le picro-indigo-carmin lui donne une teinte verte différente de la teinte bleuâtre que prend le protoplasma du reste de la spore. Il s'agit ici évidemment d'un protoplasma *différencié.*

La spore des Sarcosporidies nous apparaît comme un élément cellulaire très nettement polarisé ; il y a, en somme, une polarisation comparable à celle d'un *élément glandulaire,* d'une cellule mucipare (caliciforme), par exemple. Les granules sphériques du segment moyen sont probablement des grains de *zymogène.* Le produit définitif serait la *sarcocystine* de Laveran et Mesnil (1899).

Involution de la spore. — Si, dans une coupe, on considère les spores en allant de la périphérie vers le centre, on voit que les grains sidérophiles du segment moyen de la spore, d'abord très abondants, disparaissent petit à petit ; la sidérophilie du segment anténucléaire diminue et disparaît elle aussi. Ces deux segments se colorent alors d'une façon intense, mais assez diffuse par l'éosine. La spore s'élargit et sa courbure s'atténue. Finalement, la spore dégénère et ne laisse qu'un résidu granuleux. Ce processus d'*autolyse* constitue une sorte de *dégénérescence physiologique* dont on connaît quelques exemples chez les Protistes.

Conclusions.— *a*) *L'enveloppe du kyste appartient à l'hôte ;* le parasite est à nu et reste toujours *intracellulaire.*

b) Le noyau de la spore des Sarcosporidies est bâti sur un type de noyau très répandu chez les Protistes, avec cette particularité que le caryosome est *périphérique* et *peut être même rejeté hors du noyau.*

c) Il n'y a pas de capsule polaire dans la spore.

d) La spore a tous les attributs d'un *élément glandulaire.*

e) Les spores d'un kyste présentent un processus de dégénérescence

physiologique s'effectuant dans le sens centrifuge. » (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXI, n° 31).

Deux notions suivantes sont surtout à retenir : 1° l'enveloppe du kyste ne représente point une « cuticule » appartenant au parasite, mais est *élaborée entièrement par l'hôte*, de même que les travées qui se détachent de cette enveloppe ; 2° les grains sphériques du segment moyen de la spore (grains de *zymogène*) représentent *autant de caryosomes* expulsés de l'aire nucléaire ; chacun de ces grains est un *pyrénosome* pour se servir du terme proposé par VIGIER pour des formations similaires dans les cellules glandulaires des Métazoaires (ce sont les *parasomes* de HENNEGUY.)

Je n'ai pas suffisamment insisté sur ce dernier point dans mon résumé et c'est pour cette raison que j'y reviens. Quant à la signification *morphologique* de ce processus glandulaire, elle est aussi importante que sa signification physiologique évolutive : on peut l'envisager comme l'*équivalent d'une manifestation de sexualité ;* en effet, ce processus a pour conséquence le rétablissement du rapport caryo-cytoplasmique normal, ce qui doit constituer la partie essentielle de tout acte sexué.

(*Laboratoire d'Anatomie comparée à la Sorbonne*).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1911. ALEXEIEFF (A.). Sur la morphologie de la Sarcosporidie du Mouton (*Sarcocystis tenella* Raillet) (Note préliminaire) (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. 71).

1912. — Le parasitisme des Eugléniens et la phylogénie des Sporozoaires *sensu stricto*. (*Arch. Zool. exp.* [5], T. X. N. R., n° 4).

1912 *a.* — Quelques remarques sur la spécificité parasitaire. Sur le véritable nom de *Cryptobia*(= *Trypanoplasma*) *intestinalis* et sur celui du Trypanosome pathogène des Mammifères ; quelques autres questions de synonymie chez les Protozoaires. (*Zool. Anz.*, Bd 41, Nr 1).

1908. AWERINZEW (S.). Studien über parasitische Protozoen. I. Die Sporenbildung bei *Ceratomyxa drepanopsettæ* mihi. (*Arch. f. Protistenk.*, Bd 14).

1894. BARABAN (L.) et G. SAINT-REMY. Sur un cas de tubes psorospermiques observés chez l'homme (*C. R. Soc. Biol.*, Paris T. 46).

1892. BERTRAM (A.). Beiträge zur Kenntniss der Sarcosporidien, nebst einem Anhange über parasitische Schläuche in der Leibeshöhle von Rotatorien. (*Zool. Jahrb*, Abt. f. Anat., Vol. 5).

1909. BETEGH (L. VON). Beiträge zum Entwicklungsgang der Sarcosporidien. (*Centralbl. f. Bakt.* Abt. 1, Bd 52).

1912. BETEGH (L. VON) et P. DORCICH. Studien über Sarcosporidien. (*Centralbl. f. Bakt.* Abt. 1, Bd 63).

1910. CHATTON (E.). Le kyste de Gilruth dans la muqueuse des Ovidés (*Arch. Zool. exp.* [5], T. V., N. R., n° 4).

1911. — Sur une Cnidosporidie sans cnidoblaste (*Paramyxa paradoxa*, n. g., n. sp.). (*C. R. Acad. Sci.*, T. 152).

1911. CÉPÈDE (C.). Le cycle évolutif et les affinités systématiques de l'Haplosporidie des *Donax*. (*C. R. Acad. Sci.*, T. 153).

1911. CRAWLEY (HOWARD). Observations of *Sarcocystis Rileyi* (Stiles). (*Proced. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, Vol. 63).

1896. DELAGE (Y.) et E. HÉROUARD. La cellule et les Protozoaires, *in : Traité de Zoologie concrète*, Paris.

1907. DOBELL (C. C.). Physiological Degeneration in *Opalina*. (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, Vol. 51).

1909. — Physiological Degeneration and Death in *Entamœba ranarum*. (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, Vol. 53).

1911. DOFLEIN (F.). Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena, G. Fischer.

1910. ERDMANN (RH.). Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Hammelsarcosporids in der Maus. (*Centralbl. f. Bakt.*, Abt. 1, Bd 53).

1910 *a*. — Kern und metachromatische Körper bei Sarcosporidien (*Arch. f. Protistenk.*, Bd 20).

1903. FERRET (P.). Observations relatives au développement de la cuticule chez le *Sarcocystis tenella*. (*Arch. Anat. microscop*,, T. 6).

1910. FIEBIGER (J.). Uber Sarcosporidien.(*Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien*, Bd 60, 4 u. 5 Heft).

1883. FLESCH (MAX). Ueber ein Sporozoon beim Pferde. (*Zool. Anz.*, n° 144).

1884. — Sur un parasite de la paroi intestinale du Cheval. (*Recueil Zoologique Suisse*, T. 1, n° 459 ; traduit de *Berner Mittheilungen*, 1884).

1912. GILRUTH (J. A.) et L. B. BULL. Enteritis, associated with Infection of the intestinal wall by cyste-forming Protozoa (Neosporidia), occurring in certain native Animals (Wallaby, Kanguroo and Wombat). (*Proc. Roy. Soc. Victoria*, T. 24 (nouv. séries) Cité d'après l'analyse de CHATTON *in* : *Bulletin de l'Institut Pasteur*, T. X. n° 18, 30 septembre 1912).

1912. GLÄSER (HANS). Uber Kernteilung, Encystierung und Reifung von *Amœba mira* n. sp. (*Arch. f. Protistenk.*, Bd 27).

1910. HARTMANN (M.). Protozoologie, in : KISSKALT und HARTMANN, *Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie* (II[e] Auflage, Jena, G. Fischer).

1896. HENNEGUY (L. F.). Leçons sur la cellule ; Paris.

1904. HERTWIG (R.). Ueber physiologische Degeneration bei *Actinosphærium Eichorni*. (*Festschr. f. Hæckel*, Jena).

1906-07. JANIN (F.). Recherches sur la Sarcosporidie du Mouton. (*Arch. de parasitologie*, T. 11).

1908. KEYSSELITZ (G.). Die Entwicklung von *Myxobolus Pfeifferi*. (*Arch. f. Protistenk.*, Bd 11).

1899. Laveran (A.) et F. Mesnil. Sur la morphologie des Sarcosporidies. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. 51).

1899 *a*. — De la Sarcocystine, toxine des Sarcosporidies (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. 51)

1909. Léger (L.) et O. Duboscq. Etudes sur la sexualité chez les Grégarines. (*Arch. f. Protistenk.*, Bd 17).

1910. — *Selenococcidium intermedium* Lég. et Dub. et la systématique des Sporozoaires. (*Arch. Zool. exp.* [5], T. V., nº 4).

1823. Maske. Gregarinen in Labmagen des Schafes. (*Zeitschrift für Fleisch-und Milchhygiene*, IV, p. 28). [Cité d'après Moussu et Marotel, 1902].

1912. Minchin (E. A.). An Introduction to the Study of the Protozoa. London, Edward Arnold.

1902. Moussu (J.) et J. Marotel. La Coccidiose du Mouton et son parasite. (*Arch. de Parasitologie*, T. VI).

1910. Mrazek (A.). Sporozoenstudien. Zur Auffassung der Myxocystiden. (*Arch. f. Protistenk.*, Bd 18).

1907. Nègre (L.). Sarcosporidiose expérimentale. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. 63).

1910. — Le stade intestinal de la Sarcosporidie de la Souris. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. 68).

1908. Negri (A.). Osservazioni sui Sarcosporidi. (*Rendiconti d. R. Acad. dei Lincei*, T. 17).

1910. — Beobachtungen über Sarcosporidien. (*Centralbl. f. Bakt.* Abt. 1, Bd 55).

1907. Perrier (Léon). Structure de la spore de *Sarcocystis tenella* (Raill.) du Mouton et de la chèvre. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. 62).

1910. Ratz (Stefan von). Ueber die structur der Sarcosporidienschläuche. (*Archiv. f. wiss. n. prakt. Tierheilkunde*, T. 36, suppl.-Band).

1910. Reichenow (E.). *Hæmogregarina Stepanowi*. Die Entwicklungsgeschichte einer Hämogregarine. (*Arch. f. Protistenk.*, Bd 20).

1912. — Die Hämogregarinen, in : *Handbuch der pathogenen Protozoen* de S. von Prowazek, Leipzig.

1903. Rievel et Behrens. Beiträge zur Kenntnis der Sarcosporidien und deren Enzyme. (*Centralbl. f. Bakt.* Abt. 1, Bd 35).

1903. Smith. Preliminary note on a Sporozoan in the intestinal vills of Cattle. (*U. S. Depart. of agricult., Bureau of animal Industry*, Bulletin nº 3, Washington, p. 73). [Cité d'après Moussu et Marotel, 1902].

1911. Teichmann (E.). Uber die Teilung der Keime in der Cyste von *Sarcocystis tenella*. (*Arch. f. Protistenk.*, Bd 22).

1912. — Sarcosporidia, in : *Handbuch der pathogenen Protozoen* de S. von Prowazek, Leipzig.

1901. Vigier (Pierre). Les pyrénosomes (parasomes) dans les cellules de la glande digestive de l'écrevisse (*C. R. de l'Association des Anatomistes*, 3ᵉ session, Lyon).

1902. Vuillemin (P.). Le *Sarcocystis tenella* parasite de l'homme. (*C. R. Acad. Sci.*, T. 134).

1909. Weber (A.). Sur la morphologie de la Sarcosporidie du Gecko (*Sarcocystis platydactyli* Bertram). (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. 66).

1910. — Recherches sur la Sarcosporidie du Gecko (*Sarcocystis platydactyli* Bertram). (*Arch. d'Anatomie microscop.*, T. 11).

EXPLICATION DES PLANCHES

Planches VII et VIII : kyste des Sarcosporidies sur des coupes.

f. m.....	fibre musculaire parasitée.
m.......	muscles.
t. c......	tissu conjonctif.
z. f......	zone fibreuse.
E.......	enveloppe du kyste.
z. e......	couche externe de l'enveloppe kystique.
z. m.....	couche moyenne de l'enveloppe kystique.
z. i......	couche interne de l'enveloppe kystique.
cl.......	cloisons se détachant de la couche interne de l'enveloppe.
ch. sp...	chambres (loges) à spores.
ch. spbl..	chambres (loges) à sporoblastes.
N.	noyaux de l'enveloppe (appartenant à l'hôte).

PLANCHE VII

Fig. 1. Coupe transversale d'un kyste assez jeune de la Sarcosporidie (*Sarcocystis miescheriana* (Kühn), (langue de la Souris). A la partie supérieure de la coupe on voit le noyau (N) de la fibre musculaire parasitée L'enveloppe du kyste est mince et peu différenciée ; elle se colore en vert tout comme les muscles. Hématoxyline ferrique et picro-indigo-carmin. × 1000.

Fig. 2. Id. mais le kyste est plus âgé. L'enveloppe du kyste est plus épaisse et différenciée en deux couches. La cloison qui se trouve vers le milieu du segment de la coupe figurée est coupée tangentiellement ; comme on le voit, c'est une LAME entière qui se colore *en rose brillant comme la substance musculaire*, tandis que le tissu conjonctif (et le sarcolemme) est coloré en bleu foncé. Mann. × 1.500.

Fig. 3. Id. Portion périphérique d'un kyste plus volumineux. On distingue trois couches dans la membrane d'enveloppe (E) du kyste ; les deux externes sont colorées en vert (*z. e.* et *z. m.*), comme les muscles, la couche interne (*z. i.*) est irrégulièrement sidérophile ; les cloisons qui se détachent de cette dernière couche présentent aussi des plages sidérophiles. H. F. + P. I. C. × 1.500.

PLANCHE VIII

Fig. 4. Coupe longitudinale d'un kyste œsophagien du Mouton. La couche moyenne (*z. m.*) de l'enveloppe est très épaisse ; elle est formée de filaments intriqués. La couche interne (*z. i.*) sidérophile donne naissance aux tractus délimitant les loges. Remarquer deux gros noyaux plongés dans la couche externe de l'enveloppe, de même qu'un noyau en dégénérescence placé contre la couche interne de cette enveloppe ; *tous ces noyaux appartiennent manifestement à l'hôte.* Zone à sporoblastes qui remplissent plus ou moins exactement les alvéoles délimitées par les cloisons (cl.). Spores coupées de différentes manières : en long, en travers, obliquement (certaines spores seulement ont été figurées, en réalité elles sont plus nombreuses). H. F. × 1500.

Fig. 5. Le même stade. 3 couches (*z. e.*, *z. m.*, *z. i.*) de l'enveloppe très nettes. Des noyaux « de Métazoaire » (= *noyaux de l'hôte !*) plongent dans la couche externe de l'enveloppe. Remarquer ici encore comme dans la fig. 2 de la pl. VII la réaction colorante des tractus délimitant les logettes : ces tractus se colorent en rose brillant comme la substance musculaire dont ils dérivent. Chambres à spores (*ch. sp.*) ; chambres à sporoblastes (*ch. spbl.*) ; les noyaux des sporoblastes présentent un caryosome périphérique coloré en rose, tandis que les grains de chromatine pure ont pris une teinte bleu foncé. Mann. × 1.500.

PLANCHE IX

Toutes les figures sont dessinées à la chambre claire (comme du reste les figures des deux planches précédentes), avec un grossissement de 2.250.

Etude de la spore sur *frottis* (sauf les fig. 19, 31 et 32 qui sont faites d'après les *coupes*). Fixation au sublimé alcoolo-acétique (sauf indications contraires). Fig. 16 à 30 : spores du kyste œsophagien du Mouton ; fig. 31 et 32 : spores de la langue de la Souris.

Fig. 6 et 7. Spores observées *in vivo*. La grosse vacuole ellyptique représente le *noyau*. Une autre vacuole plus petite se trouve dans le segment rétronucléaire, c'est la *vacuole iodophile*. Le segment moyen de la spore présente des *grains sphériques* réfringents. Dans la figure 7 le segment anténucléaire montre des *stries cuticulaires*.

Fig. 8. Spore après l'action du vert de méthyle. Les grains verts sont des grains de *chromatine*. Les grains violacés ou lilas du segment moyen sont des grains *métachromatiques* (grains de *prozymogène* et de *zymogène*).

Fig. 9. Spore après l'action de la solution de Lugol. La vacuole iodophile de l'extrémité paranucléaire présente une teinte brun acajou. Un autre amas de *glycogène* dans le segment moyen.

Fig. 10 et 11. Spores colorées au Giemsa, après fixation à l'alcool absolu ; en 11 on distingue dans le noyau le caryosome.

Fig. 12 et 13. Spores colorées au Giemsa, après l'action des vapeurs osmiques à l'état humide et fixation à l'alcool ; le segment anténucléaire est coloré en rose ; en 13 on distingue le caryosome.

Fig. 14 et 15. Coloration à l'hémalun. Les grains du segment moyen sont assez pâles.

Fig. 16 à 18. Coloration à l'hématoxyline ferrique. Diverses phases du *rejet du caryosome.* — 16 : le caryosome est *intranucléaire* ; 17 : le caryosome est rejeté *hors du noyau* ; 18 : le caryosome rejeté hors du noyau est hydraté et devient moins sidérophile, un nouveau caryosome (plus petit) s'est reformé au pôle inférieur du noyau.

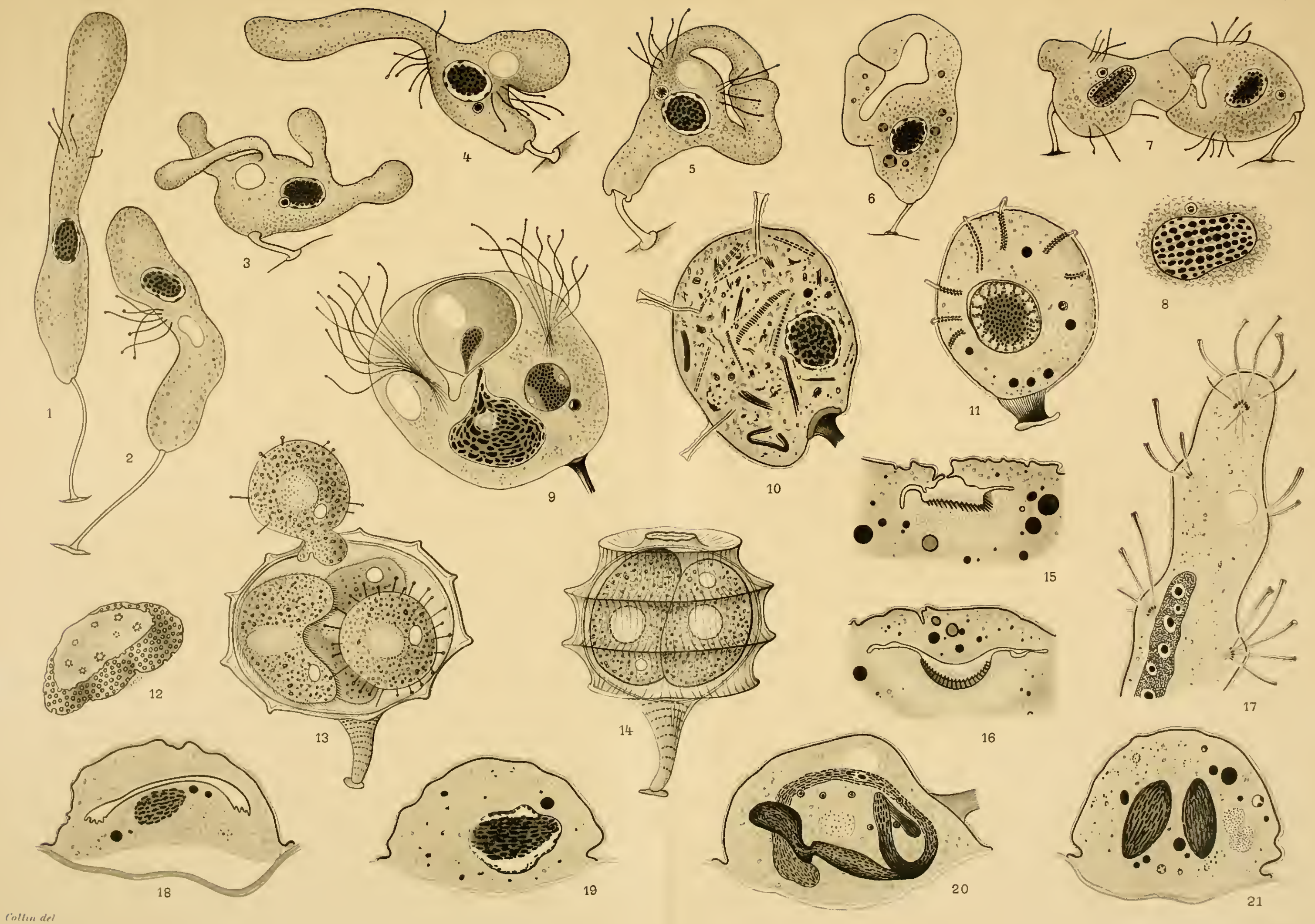
Fig. 19. Spore colorée au Mann. Les grains de chromatine périphérique sont colorés en bleu pur ; le caryosome, *ainsi que les grains dits métachromatiques,* — en rose vif ; chacun de ces grains dits métachromatiques est un *pyrénosome* et REPRÉSENTE UN CARYOSOME.

Fig. 20 à 30. Spores colorées par la méthode de triple coloration (H. F. + éosine + P. I. C.). Les sphérules du segment anténucléaire sont plus ou moins grosses et plus ou moins confluentes. Suivant le degré de la différenciation à l'alun de fer le caryosome est tantôt coloré en noir (fig. 20 à 23 et 29), tantôt en rose par l'éosine (fig. 24 à 28). La charpente lininienne dans le noyau présente la même coloration que le protoplasma (bleu). Les grains du segment moyen sont colorés en jaune verdâtre (par le picro-indigo-carmin) (fig. 20 à 23). Le segment anténucléaire dans l'intervalle des sphérules sidérophiles présente une coloration rose diffuse.

Fig. 24 à 26. Fentes très particulières vers le milieu de la spore.

Fig. 28 à 30. Divers stades de l'*involution* de la spore ; 28 : perte de sidérophilie du segment anténucléaire et de celle des grains sphériques du segment moyen ; 29 : perte complète de sidérophilie ; 30 : *id.*, mais le caryosome ne se reforme plus dans le noyau.

Fig. 31 et 32. Spores du kyste de la langue de la Souris, colorées au Mann ; 31 : les grains sphériques du segment moyen sont nombreux ; 32 : peu de grains sphériques. Dans le noyau la charpente lininienne entre les grains de chromatine est assez nette.



Collin del

Lith Anst v E A Funke Leipzig

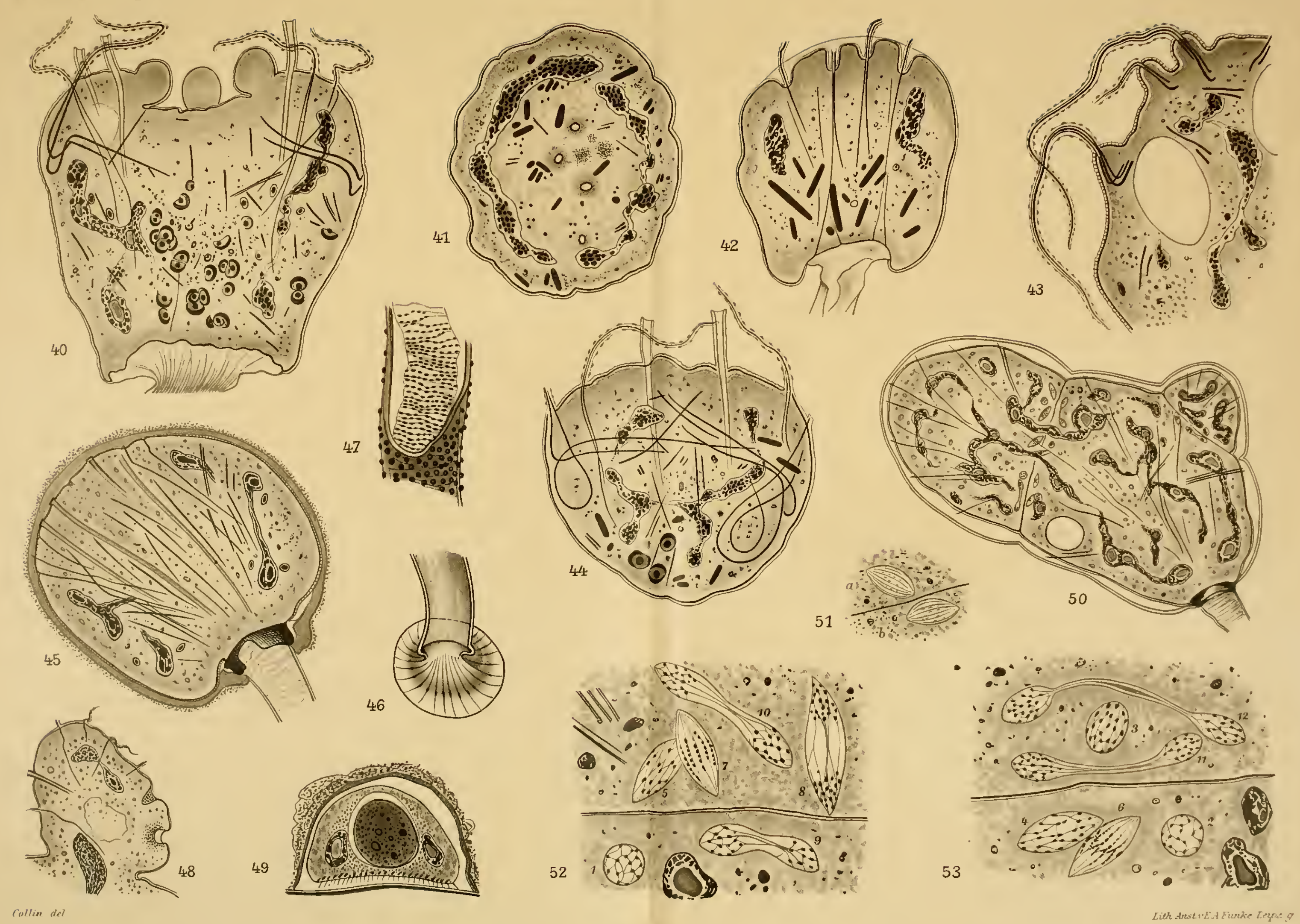
ACINÉTIENS



Collin del

Lith. Anst v E. A Funke, Leipzig

ACINÉTIENS

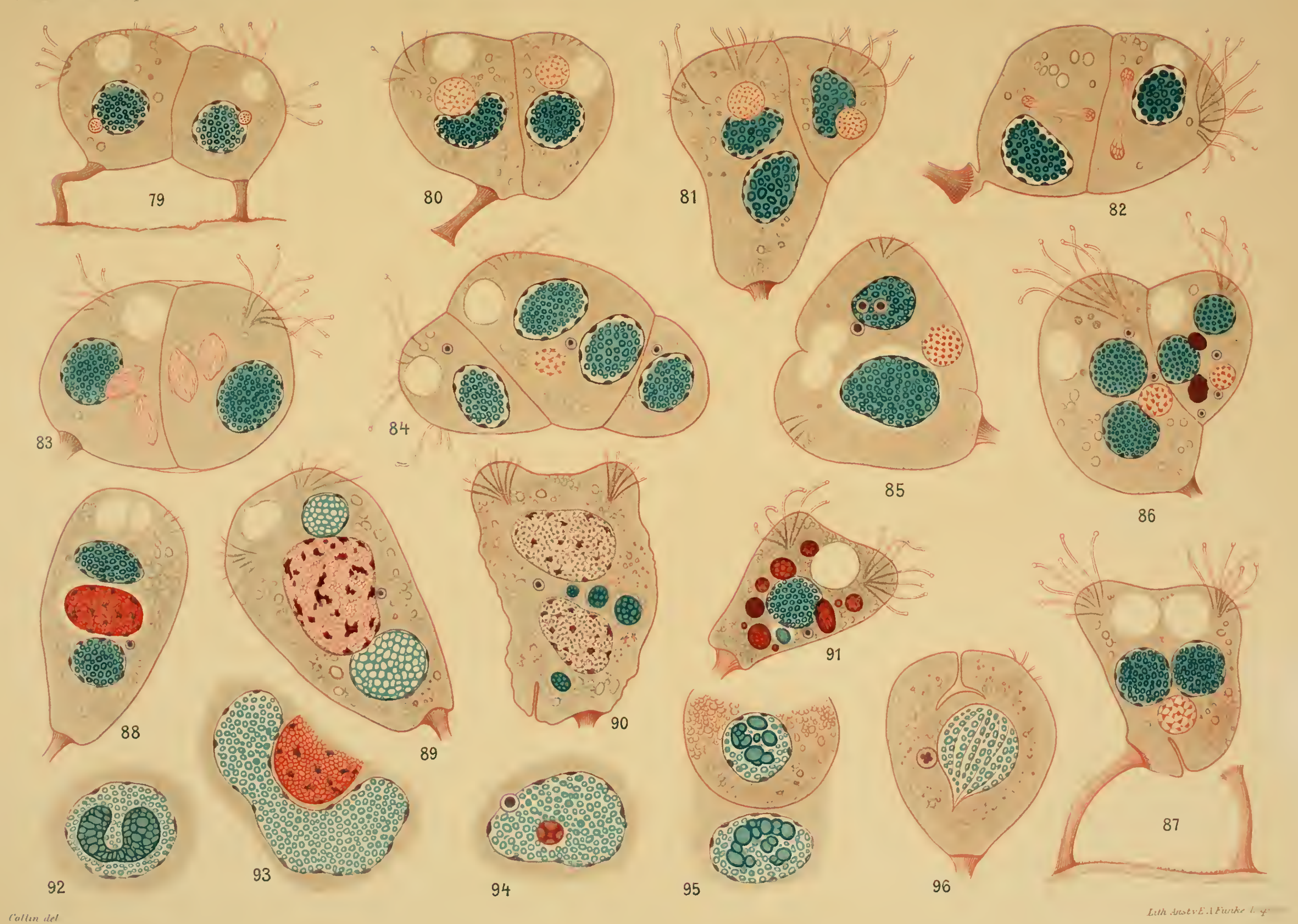


Collin del.   Lith Anst v E A Funke Leipzig



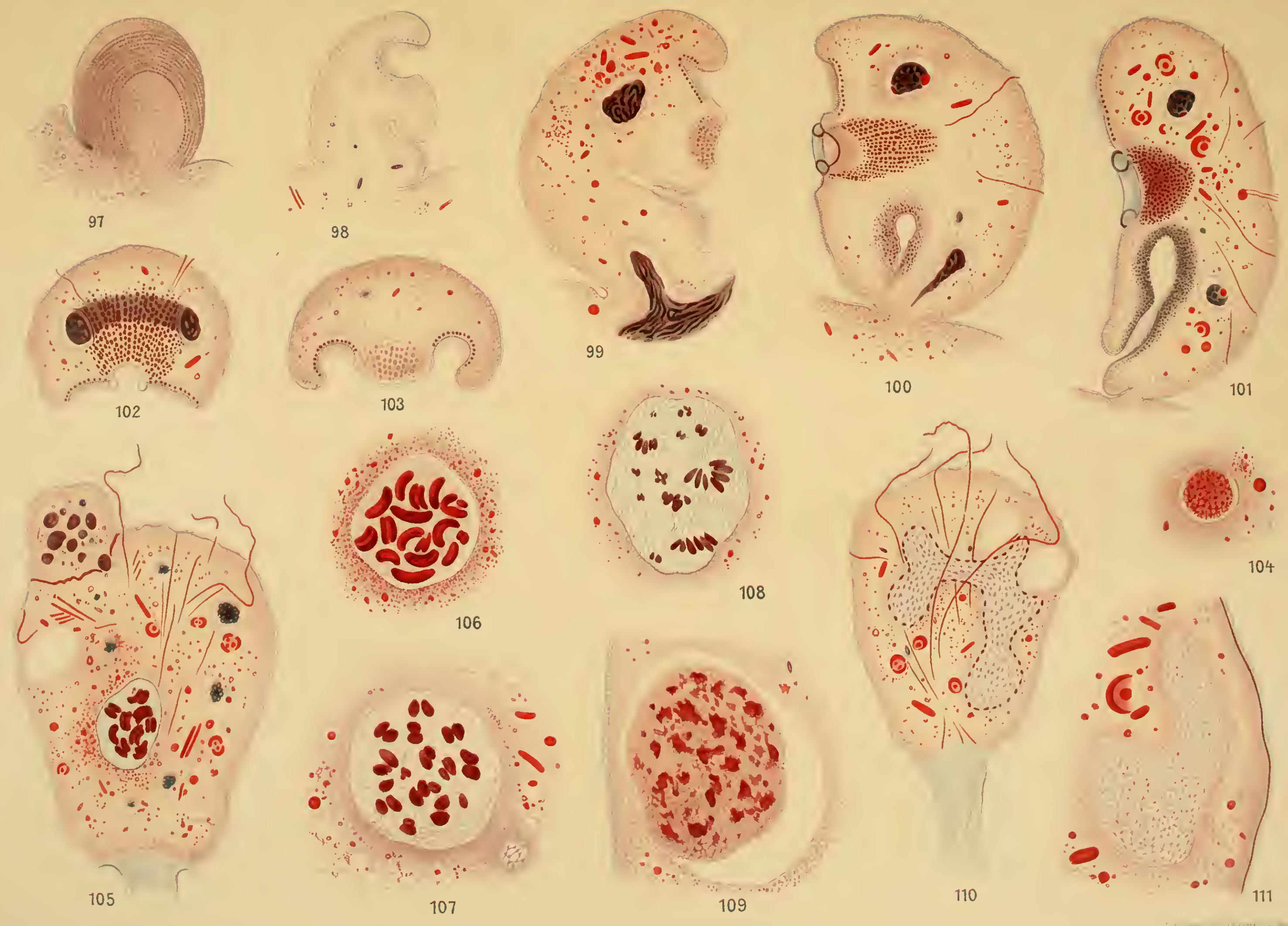
Collin del

Lith Anst v E A Funke

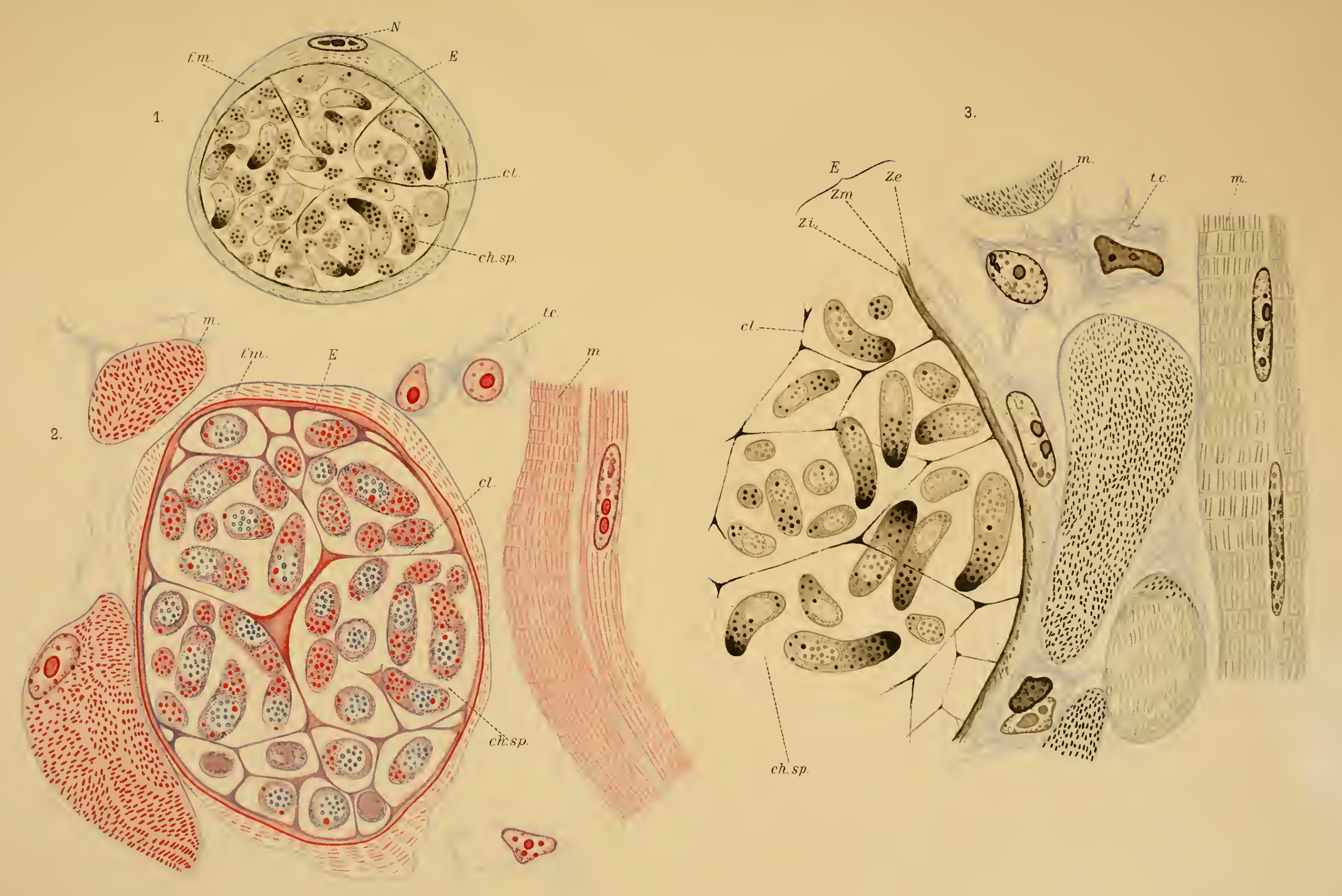


Collin del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig



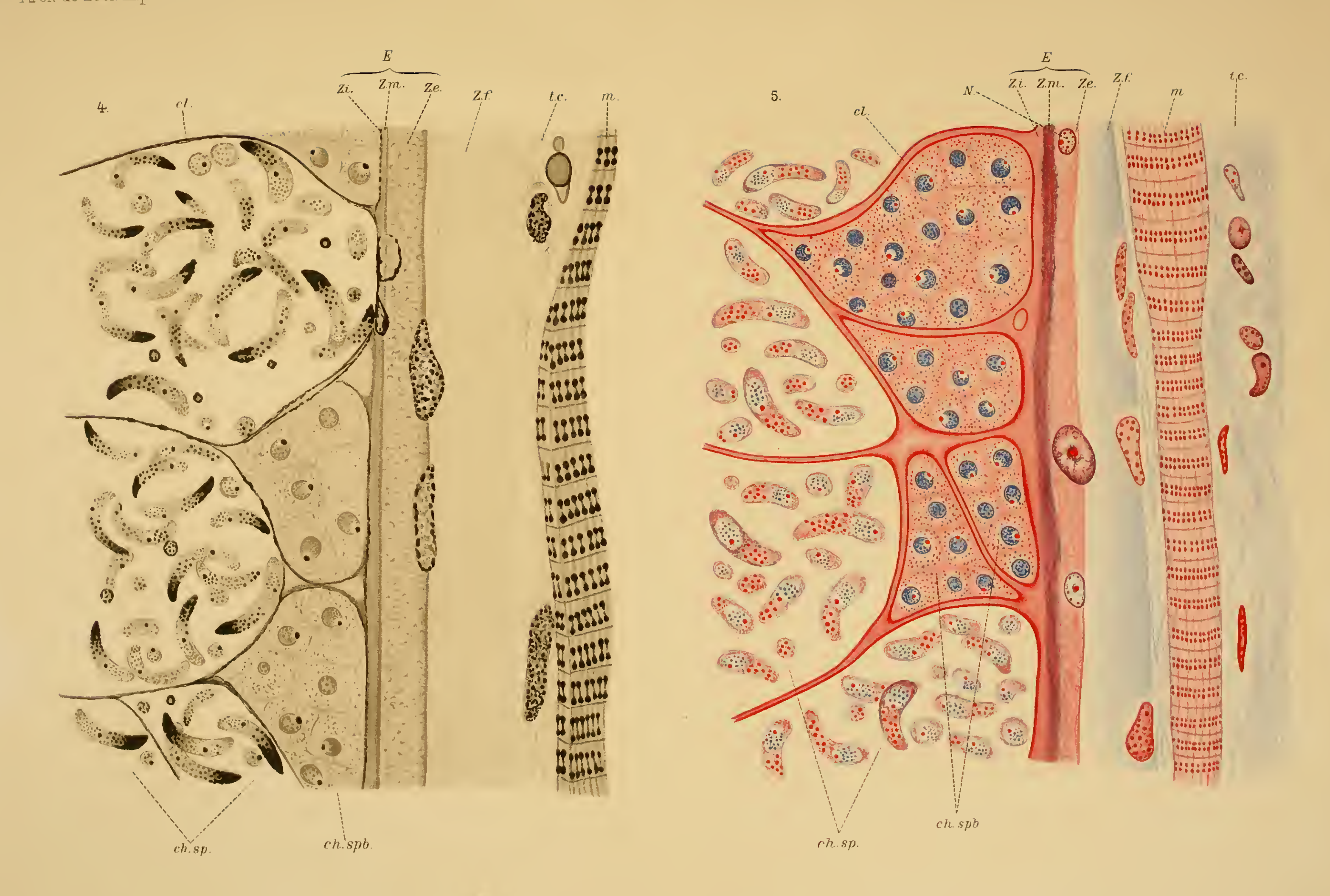
Collin del



A. Alexeieff pinx

KYSTES DE SARCOSPORIDIES

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



A. Alexeieff pinx.

KYSTES DE SARCOSPORIDIES

Lith Anst v E.A Funke, Leipzig

6 7 8 9 10 11 12 13

14 15 16 17 18 19 20 21 22

23 24 25 26 27 28 29 30 31 32

A. Alexeieff pinx.

SPORES DE SARCOSPORIDIES

